

SÉRIE A, N° 2166

N° D'ORDRE :

3037

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Cécile DELAY

1^{re} THÈSE. — Recherches sur la structure des noyaux quiescents
chez les phanérogames

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 30 Juin 1947 devant la Commission d'examen :

MM. PLANTEFOL	<i>Président</i>
MANGENOT	} <i>Examineurs</i>
GAUTHERET	

PARIS

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, Boulevard Saint-Germain, Paris-6^e

1949

SÉRIE A, N° 2166

N° D'ORDRE :

3037

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Cécile DELAY

1^{re} THÈSE. — Recherches sur la structure des noyaux quiescents
chez les phanérogames.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 30 Juin 1947 devant la Commission d'examen :

MM. PLANTEFOL

Président

MANGENOT

GAUTHERET

} *Examineurs*

PARIS

MASSON & C^e, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, Boulevard Saint-Germain, Paris-6^e

1949

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen M. J. CABANNES

PROFESSEURS

MM.

L. BLARINGHEN . . . T Botanique.
 G. JULIA T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
 C. MAUGUIN T Minéralogie.
 A. DENJOY T Théorie des fonctions.
 L. LUTAUD T Géographie physique et Géologie dynamique.
 E. DARMOIS T Enseignement de Physique.
 ROBERT LÉVY T Physiologie comparée.
 Henry VILLAT T Mécanique des fluides et applications.
 Ch. JACOB T Géologie.
 P. FASCAL T Chimie générale.
 M. FRÉCHET T Calcul des probabilités et Physique mathématique.
 M^{me} RAMART-LUCAS T Chimie organique.
 H. BEGHIN T Mécanique physique et expérimentale.
 FOCH T Mécanique expérimentale des fluides.
 PAUTHENIER T Electrotechnique générale.
 DE BROGLIE T Théories physiques.
 JOB T Chimie générale.
 PRENANT T Anatomie et Histologie comparées.
 VILLEY T Mécanique appliquée.
 COMBES T Physiologie végétale.
 GARNIER T Géométrie supérieure.
 PÉRES T Mécanique rationnelle.
 HACKSPILL T Chimie minérale.
 LAUGIER T Physiologie générale.
 TOUSSAINT T Technique aéronautique.
 M. CURIE T Physique (P. C. B.).
 G. RIBAUD T Hautes températures.
 CHAZY T Mécanique analytique.
 H. GAULT T Chimie appliquée.
 CROZE T Physique théorique et Physique céleste.
 DUPONT T Théories chimiques.
 LANQUINE T Géologie structurale et géologie appliquée.
 VALIRON T Calcul différentiel et calcul intégral.
 BARRABÉ T Géologie structurale et géologie appliquée.
 VAVON T Analyse et mesures chimiques.
 G. DARMOIS T Mathématiques générales.
 CHATTON T Biologie maritime.
 AUBEL T Chimie biologique.
 Jacques BOURCART. T Géographie physique et Géologie dynamique.

M^{me} JOLIOT-CURIE . T Physique générale et Radioactivité.
 PLANTEFOL T Botanique.
 CABANNES T Recherches physiques.
 GRASSÉ T Zoologie (Evolution des êtres organisés).
 PREVOST Chimie organique.
 BOULIGAND T Application de l'analyse à la géométrie.
 CHAUDRON T Chimie.
 WYART Minéralogie.
 TEISSIER T Zoologie.
 MANGENOT T Biologie végétale.
 P. AUGER T Physique quantitative et relativité.
 MONNIER Physiologie générale.
 PIVETEAU Géologie.
 ROCART T Physique.
 H. CARTAN Calcul différentiel.
 SCHAEFFER T Physiologie des fonctions.
 LAFFITE Chimie (P. C. B.).
 LERAY Mécanique théorique des fluides.
 FAVART Calcul des probabilités et Physique-mathématique.
 COULOMB T Physique du globe
 M^{me} COUSIN Biologie animale (P. C. B.).
 CHRÉTIEN Analyse et mesures chimiques.
 DRACH Evolution des êtres organisés.
 CHATELET T Arithmétique et théorie des nombres.
 EPHRUSSI T Génétique.
 WURMSER T Biologie physico-chimique.
 KASTLER Physique.
 BAUER T Chimie. Physique.
 RIVIÈRE Géologie (P. C. B.).
 GAUTHERET Biologie végétale (P. C. B.).
 LUCAS Physique.
 Max MORAND Physique.
 ARNULF Optique appliquée.
 A. THOMAS Zoologie.
 SOLEILLET Physique.
 FORTER Mécanique expérimentale des fluides.
 DANJON T Astronomie.
 FROMAGEOT Chimie biologique.
 LAPORTE Physique générale et Radioactivité.

Secrétaire

Ch. MONNIER



Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames ⁽¹⁾

PAR

M^{lle} CÉCILE DELAY

*Mémoire imprimé grâce à une subvention du Centre National
de la Recherche Scientifique.*

SOMMAIRE

Introduction	1
Historique	2
Expérimentation et techniques.	5
<i>Observations vitales et Fixations contrôlées</i>	<i>5</i>
<i>Expérimentation</i>	<i>7</i>
<i>Indication des techniques utilisées</i>	<i>9</i>
Différents types de structures nucléaires	11
<i>Étude de la structure nucléaire de quelques espèces</i>	<i>11</i>
<i>Essai de classification des différentes structures nucléaires précédemment décrites.</i>	<i>32</i>
Le type nucléaire varie-t-il avec les tissus ?	41
Répartition des différents types nucléaires chez les Phanérogames	54
<i>Gymnospermes</i>	<i>54</i>
<i>Angiospermes</i>	<i>57</i>
Monocotylédones	57
Dicotylédones Archichlamydées	81
Dicotylédones Métachlamydées	111
Considérations générales	134
<i>Les structures nucléaires chez les Phanérogames</i>	<i>134</i>
<i>Les facteurs immédiats des structures nucléaires</i>	<i>144</i>
<i>Les causes profondes déterminant les structures nucléaires</i>	<i>163</i>
Conclusions	168
Bibliographie	170

(1) Mémoire publié par la *Revue de Cytologie et de Cytophysiologie végétales*, 1946-47, 9, 169-223 ; 1948, 10, 103-229.

INTRODUCTION

Depuis une vingtaine d'années, le noyau cellulaire a été l'objet d'études de plus en plus nombreuses. Beaucoup de ces investigations ont porté sur les chromosomes, leur structure ou leur nombre, ce dernier ayant été déterminé pour une multitude d'espèces et étant considéré comme un caractère distinctif important; par contre, la description de la structure du noyau pendant l'intercinese a été négligée; sans doute, certaines plantes ont été l'objet d'études détaillées mais les indications rassemblées sur ce sujet sont encore bien fragmentaires.

Dans un travail antérieur nous avons étudié la répartition des différents types nucléaires chez les Légumineuses; le présent mémoire continue cette étude en donnant les résultats obtenus par des sondages effectués, à ce point de vue, dans l'ensemble des Phanérogames. Trouver dans quelle mesure une structure nucléaire peut être caractéristique d'un groupe systématique donné, examiner la fréquence des divers types et leur répartition, étaient les premiers buts de ce travail.

Mais il est évident qu'une enquête de cet ordre devait être appuyée sur des méthodes d'exploration d'une certitude éprouvée. C'est pourquoi nous avons d'abord contrôlé la valeur de nos techniques par des observations et des expériences pratiquées sur le vivant, chez des objets particulièrement favorables à l'expérimentation. En outre, pour définir rapidement et avec précision la structure caryologique d'une plante, il fallait avoir sur l'organisation nucléaire des idées précises; c'est pourquoi nous avons étudié de façon plus détaillée, un certain nombre d'espèces. Les observations ainsi faites nous ont permis de mieux comprendre la signification des divers constituants nucléaires, de grouper et de classer les structures qu'ils composent, de la manière nous semblant la plus naturelle et la plus rationnelle. En même temps, nous avons précisé les variations possibles de cette structure à travers les différents organes et tissus d'une même plante.

Ce travail a été effectué au Laboratoire de Biologie végétale de la Faculté des Sciences de Paris, sous la direction de M. le Pr MANGENOT. Nous sommes très heureuse de lui exprimer ici nos remerciements pour les innombrables conseils et encouragements qu'ils nous a sans cesse prodigués au cours de cette étude. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de notre sincère reconnaissance.

HISTORIQUE

Si l'on cherche dans les traités modernes de Cytologie (SHARP, 1926, GUILLIERMOND, MANGENOT et PLANTEFOL, 1933, TISCHLER, 1934), ce que l'on sait du noyau quiescent, voici ce que l'on trouve: le noyau au repos répond à deux types différents suivant la disposition qu'affecte la chromatine à son intérieur; dans certains noyaux dits *réticulés*,

la chromatine est à l'état de filaments, anastomosés en une sorte de réseau (1) dont les mailles sont souvent épaissies localement en masses plus ou moins volumineuses, de nombre variable, appelées *chromocentres*; dans les noyaux d'autres plantes on n'observe pas d'éléments filamenteux : la chromatine se trouve sous forme de corpuscules dont le nombre est égal, ou inférieur, à celui des chromosomes, et que l'on appelle pour cette raison *prochromosomes*, ou encore, *euchromocentres* (2). La preuve que ces structures ne correspondent pas à des artéfacts, mais existent réellement, a été acquise peu à peu à la suite de nombreuses observations vitales, notamment celles de MARTENS (1927-28-29), de GUILLIERMOND (1930), puis de GUILLIERMOND et GAUTHERET (1937). Ces deux derniers auteurs, à l'aide d'une technique ingénieuse, excluant toute cause d'altération, ont observé et photographié les noyaux des cellules de racines de Blé et de Radis, appartenant à des plantules se développant normalement.

Il nous est impossible de citer ici tous les travaux consacrés au noyau quiescent, même en nous bornant aux plus importants, cela nous entraînerait trop loin (3). Il ne sera question ici que de trois sortes d'études montrant des façons différentes d'envisager les problèmes posés par les structures nucléaires. Nous rappellerons ensuite ce qui est connu relativement à la répartition des divers types nucléaires dans le cadre de la Systématique.

En plus des deux types principaux décrits plus haut, existent des noyaux d'organisation un peu différente et plusieurs classifications des diverses structures nucléaires ont été proposées. EICHHORN (1931-33-34-35-38) définit les cinq catégories suivantes : noyaux à réticulum simple, dépourvu de chromocentres (type *Allium*) ; à réseau porteur de chromocentres (type *Pinus-Vicia*) ; non réticulés à nombreux chromocentres (type *Fatschedera* et *Gossypium*) ; à prochromosomes (*Cochlearia* *Lupinus*) ; à euchromocentres (*Crotalaria*, *Acacia*) (4). P. DANGEARD (1937-1941), après avoir étudié les noyaux d'une trentaine d'espèces, les range en six classes : 1° noyaux finement réticulés sans chromocentres ou à chromocentres particuliers (*Vicia*, *Allium*, *Pinus*) ; 2° grossièrement réticulés avec chromocentres irréguliers sur le réseau (*Physalis*, *Solanum*) ; 3° presque homogènes avec quelques

(1) Sous l'expression « structure réticulée » se dissimulent plusieurs interprétations légèrement différentes ; s'agit-il d'un vrai réseau, formé de filaments réellement anastomosés (structure réticulo-alvéolaire ; GRÉGOIRE, 1906 ; OVERTON, 1922 ; EICHHORN, 1928 ; SCHAEDE, 1937, etc...), ou d'un ensemble de filaments juxtaposés unis en certains points par l'action des fixateurs (structure réticulo-filamenteuse ; BELAR, 1929-1930 ; VEJDOSVY, 1926-27 ; GEITLER, 1932 ; WADA, 1936 ; KUWADA, 1936), ou encore de fines granulations unies ou non par des filaments achromatiques (structure réticulo-granuleuse, SHAEDÉ, 1926-27 ; ARCHAMBAULT, 1937 ; HAMEL, 1939 ; etc...).

(2) Voir les articles de GRÉGOIRE (1932) et de M^{me} DOUTRELIGNE (1933).

(3) De nombreux renseignements d'ordre historique sont donnés dans le travail de DOULAT (1943).

(4) Contrairement à la plupart des auteurs, EICHHORN distingue « euchromocentres » et « prochromosomes ». D'après lui, à la prophase, le prochromosome « acquiert peu à peu les dimensions du chromosome définitif en demeurant toujours parfaitement chromatique », tandis que, de chaque côté de l'euchromocentre, s'adjoignent deux bandes d'abord non colorées, qui se rechromatinsent peu à peu.

chromocentres (*Phoenix*, *Phaseolus*, *Tropaeolum*); 5° se rattachant plus ou moins au type euchromocentrique (*Lupinus*, *Cucumis*); 6° à chromocentres composés (*Lathraea*, *Bryonia*).

Un aspect différent des problèmes posés par les structures nucléaires a été surtout abordé par des caryologistes étrangers, en particulier par HEITZ, qui s'est consacré à l'étude des chromocentres (1928-29-32). On lui doit la distinction aujourd'hui classique, entre *euchromatine* et *hétérochromatine*, expliquant les comportements différents des diverses régions chromosomiques pendant la télophase. L'euchromatine subit des transformations catachromasiques profondes, qui peuvent même aboutir à sa totale disparition pendant l'interphase; l'hétérochromatine, au contraire reste inchangée (1). Les chromocentres correspondent aux régions hétérochromatiques des chromosomes. HEITZ en distingue plusieurs sortes: 1° les prochromosomes ou euchromocentres qui correspondent à la région proximale des chromosomes; 2° les chromocentres collectifs (*Sammelchromocentren*), formés d'agglomérats de prochromosomes; 3° les chromocentres en calotte (*Kappenchromocentren*), correspondant à l'ensemble des parties proximales des chromosomes, restant toutes conservées pendant l'interphase; 4° les chromocentres à chromomères formés par la fusion de deux ou quatre chromomères; 5° les chromocentres satellites.

Un troisième type de travaux doit enfin être considéré: il s'agit des recherches de DE LITARDIÈRE (1941) et surtout, de son élève DOULAT. Ce dernier, dans un important mémoire (1943), envisage un point de vue qui a spécialement retenu notre attention: il s'agit des rapports entre la structure nucléaire et le comportement catachromasique des chromosomes. Chez les noyaux à euchromocentres (2), comme chez les noyaux réticulés, les chromosomes offrent une structure chromonématique, que DOULAT a été le premier à mettre en évidence dans les chromosomes courts; la seule différence entre les deux types est la disparition totale, pendant l'interphase, des chromonémas despiralisés chez les noyaux à euchromocentres, et leur conservation dans les noyaux réticulés.

Bien que tous les jours le domaine de nos connaissances s'étende, la répartition des différents types nucléaires dans le cadre de la Systématique n'est connu que de façon très fragmentaire: parmi les grandes familles de plantes, seules quelques-unes ont été l'objet d'études générales: Cucurbitacées (EICHORN et FRANQUET, 1931), Conifères (EICHORN, 1931), Loasacées (HAMEL, 1938), Broméliacées (M^{me} DOU-

(1) L'euchromatine est en outre considérée comme génétiquement plus active (HEITZ, 1935; PAINTER, 1935; KOSTOFF, 1938; GEITLER, 1942) et comme chimiquement plus complexe (CASPERSSON, 1940) que l'hétérochromatine. De plus l'hétérochromatine contiendrait, comme le nucléole, une certaine quantité d'acide ribonucléique (BRACHET, 1941-44); sous l'action du froid les portions hétérochromatiques des chromosomes peuvent être « privées » d'acide thymonucléique (*starvation*) et apparaître moins colorables en métaphase que l'ensemble des chromosomes (DARLINGTON et LA COUR, 1938-40-45).

(2) DE LITARDIÈRE distingue deux sortes d'euchromocentres: ceux qui sont *homomorphes* c'est-à-dire apparemment homogènes, et ceux qui sont *hétéromorphes*, dans lesquels une structure chromonématique est visible.

TRELIGNE, 1939), Légumineuses (C. DELAY, 1941), Orchidacées (M^{me} EFTIMIU-HEIM, 1941), Borraginacées (DE LITARDIÈRE, 1941), Papavéracées (M^{lle} JOUVENEL-MARCILLAC, 1942), Caryophyllacées (Silénoïdées seulement, FAVARGER, 1946).

De l'ensemble de ces travaux, il résulte que la structure nucléaire est un caractère intéressant à étudier, pouvant parfois préciser la place systématique de certaines espèces. Notre but a été d'étendre les observations à d'autres familles et de voir quels renseignements d'ordre général on peut en tirer.

EXPÉRIMENTATION ET TECHNIQUES

La méthode fondamentale en Cytologie est l'observation vitale; l'utilisation des fixateurs et des colorants est indispensable, mais doit toujours être contrôlée par l'étude *in vivo*. Dans le cas particulier du noyau quiescent, les travaux de MARTENS, de GUILLIERMOND et GAUTHERET et de bien d'autres auteurs (DE LITARDIÈRE, EICHHORN, ont montré que le noyau est aussi fragile vis-à-vis des fixateurs que le cytoplasme; les fixateurs riches en alcool ou en acides, du type Carnoy ou Flemming, en altèrent la structure tandis que les fixateurs peu acides (Helly par exemple) la respectent. Malgré ces certitudes nous avons tenu à faire des observations vitales et des fixations contrôlées.

D'autre part nous avons repris, afin d'en préciser le sens, les expériences effectuées par certains auteurs (notamment STROHMAYER, P. DANGEARD), ayant provoqué de façon réversible, soit l'apparition d'une structure dans des noyaux apparemment homogènes, soit l'homogénéisation de noyaux réticulés.

Après avoir exposé les résultats de ces expérimentations nous indiquerons brièvement les techniques que nous avons habituellement utilisées.

OBSERVATIONS VITALES ET FIXATIONS CONTRÔLÉES

Nous avons utilisé pour nos observations les jeunes feuilles d'*Elodea canadensis* (noyaux paraissant homogènes *in vivo* (pl. 1, fig. 1), les poils épidermiques des jeunes plantules de Courge (noyaux à enchylème homogène, à euchromocentres visibles sur le vivant (pl. 1, fig. 2), et bords de la base engainante des feuilles de *Sagittaria*. Dans cette dernière espèce le noyau contient un ensemble de filaments zigzagants, à contours irréguliers, se détachant en lignes sombres, formant ce que l'on appelle le réseau (pl. 1, fig. 4); si on les observe sans faire varier la mise au point, les filaments paraissent indépendants les uns des autres, au moins sur un petit parcours.

Des fixations ont été effectuées par les liquides de Helly (pH = 3,7), Regaud (pH = 3,4), Benda (formule modifiée par DE ZEEUW; pH < 1), Navachine (pH < 1), en examinant en même temps au microscope. La

pénétration de ces fixateurs dans les noyaux de *Sagittaria* ne provoque l'apparition d'aucun élément structural nouveau, cependant, après usage du Helly ou du Navachine, les filaments décrits plus haut deviennent plus réfringents. Le Regaud laisse le noyau absolument inchangé au moment de la fixation, mais après un séjour de quelques heures dans ce liquide, il peut y avoir homogénéisation de la structure nucléaire (pl. 1, fig. 9 et 10 (1)); après coloration au Feulgen ces noyaux sont presque pycnotiques (pl. 1, fig. 12 et 13).

Lors de la pénétration des liquides de Helly ou de Navachine dans les cellules d'*Elodea* ou de Courge, le fond nucléaire perd son homogénéité (pl. 1, fig. 5). Le Regaud et le Benda ne provoquent tout d'abord aucun changement apparent, mais après un séjour de quelques heures dans ces liquides les euchromocentres du noyau de Courge cessent d'être visibles, dans le matériel non coloré (pl. 1, fig. 7 et 8). Après réaction nucléaire, quel que soit le fixateur utilisé, les euchromocentres sont colorés en violet intense, et dans l'enchylème légèrement rosé (2), on ne distingue aucun élément de structure (pl. 1, fig. 14, fix. Helly). Dans des conditions analogues, le noyau d'*Elodea* contient un léger réseau (3), nettement coloré en rose, portant des chromocentres (pl. 1, fig. 11).

De cette étude on peut tirer les conclusions suivantes :

1° L'observation vitale ne peut pas toujours fournir des données précises sur l'organisation nucléaire. En effet si dans les noyaux typiquement réticulés la charpente de chromatine est généralement bien visible sur le vivant, il n'en est pas de même dans les noyaux où existe un léger réseau, comme chez *Elodea*; des constituants morphologiques (réseau, chromocentres) peuvent demeurer invisibles par suite d'une réfringence égale à celle de l'enchylème. La pénétration des fixateurs peut du reste modifier la réfringence des différents éléments du noyau (disparition apparente des euchromocentres de Courge sous l'action du Regaud, par exemple).

2° Les fixateurs de Helly, de Navachine, de Benda ne modifient pas la répartition de la chromatine. Des « figures de coagulation » peuvent apparaître dans des noyaux à enchylème homogène, sous l'action du Helly ou du Navachine, mais il ne se forme pas d'élément structural nouveau, colorable par réaction nucléaire. Le liquide de Regaud homogénéise parfois les noyaux réticulés (4). L'apparence prise par le noyau lors de la fixation (sans coloration) n'est pas en rapport direct avec le pH du liquide utilisé, mais dépend des constituants

(1) La proportion de noyaux homogénéisés est extrêmement variable suivant les cas même pour des séjours de durées égales dans le fixateur; l'eau formolée à 10/100 a une action analogue à celle du Regaud.

(2) Brun clair après fixation au Benda.

(3) Nettement visible, même après fixation au Regaud.

(4) Cette action paraît variable; le noyau d'*Aspidistra* que nous avons étudié précédemment (1940) était peu sensible à l'homogénéisation par le liquide de Regaud. Des observations faites sur de jeunes racines d'Oignon, nous ont montré que les noyaux des tissus âgés étaient plus fréquemment homogénéisés que ceux des méristèmes.

du mélange fixateur; des solutions de pH voisins peuvent modifier de façons différentes l'apparence du noyau (formol, Regaud, Helly, d'une part; Benda et Navachine d'autre part). Dans le liquide de Benda, l'action homogénéisante de l'acide osmique contrebalance l'action coagulante de l'acide chromique; de même dans le Helly, l'action homogénéisante du formol ne se fait pas sentir grâce à la présence de sublimé.

EXPÉRIMENTATION

L'action de solutions acétiques et de solutions hypertoniques de glucose ont été étudiées sur les matériels déjà utilisés précédemment.

Action des solutions diluées d'acide acétique. — Reprenant, et complétant par des fixations et colorations, les expériences de P. DAN-GEARD (1942), nous avons fait agir sur des épidermes de jeunes tiges de Courge une solution d'acide acétique à 1 p. 100 ($\text{pH} = 2,5$). Nos observations sont comparables à celles de cet auteur : au bout de quelques minutes, sous l'action de l'eau acétique, les chromocentres deviennent plus visibles et l'enchylème paraît structuré (pl. 1, fig. 15); cette structure disparaît quand on place les cellules ainsi traitées dans l'eau, si l'action de l'acide acétique n'a pas été trop prolongée. Pour essayer de comprendre à quoi correspondent les éléments structuraux ainsi apparus, nous avons fixé, au moyen des liquides de Benda et de Helly, des lambeaux d'épiderme de Courge placés pendant trois à dix minutes dans la solution considérée. Dans le matériel soumis pendant trois minutes à l'action de l'eau acétique, à côté de noyaux présentant un aspect normal, on en observe d'autres, à large auréole périnucléolaire, qui contiennent un ensemble de filaments anastomosés, colorés en rose très pâle, réunissant les euchromocentres entre eux (pl. 1, fig. 16). Si l'on examine des noyaux ayant subi pendant dix minutes l'action de l'eau acétique, la structure précédemment observée s'exagère; les filaments décrits plus haut sont un peu plus colorés tandis que le fond nucléaire devient achromatique; le nucléole paraît alors fréquemment écartelé entre les chromocentres fixés sur lui (pl. 1, fig. 17); ces derniers peuvent du reste se vacuoliser, leurs contours devenant peu nets. Des noyaux ayant atteint un état comparable *in vivo* sont certainement incapables de reprendre leur état primitif.

Si l'on fait agir une solution acétique (1/1.000, $\text{pH} = 2,7$) sur des noyaux vivants d'*Elodea*, on voit se dessiner dans le fond nucléaire apparemment homogène un fin réseau, tandis qu'une auréole se forme autour du nucléole (pl. 1, fig. 18). Auréole et réseau disparaissent, quand on place le matériel dans l'eau si la durée d'action n'a pas été trop prolongée. Des jeunes feuilles soumises à l'action de l'acide acétique dilué ont été fixées au Benda ou au Helly, puis colorées, *in toto*, par réaction nucléale; on observe alors à la périphérie de la feuille,

dans la région la plus altérée, des noyaux à large auréole périnucléolaire, à réseau grossier, formé par un ensemble de filaments anastomosés (pl. I, fig. 19). De tels noyaux auraient été incapables de récupérer leur état normal. Dans les régions où l'action de l'acide acétique a été plus faible on trouve des noyaux (pl. II, fig. 20) dont la structure est la même que celle des noyaux n'ayant pas été traités par l'acide acétique, mais où l'auréole périnucléolaire est nettement marquée. En comparant, avec ce qui a été vu *in vivo*, on peut penser que des noyaux ayant atteint un état comparable sont susceptibles de retrouver une apparence homogène, lors d'observations vitales.

Dans les noyaux de *Sagittaria*, sous l'action de l'eau acétique (1 p. 100), l'ensemble filamenteux décrit plus haut devient plus réfringent et plus net; si l'on place le fragment observe dans l'eau, le noyau reprend sa physionomie habituelle. Aucun changement dans la structure de ces noyaux n'est décelable après fixation (Helly, Benda) et réaction nucléale; on observe cependant une auréole périnucléolaire. L'action prolongée de l'acide acétique amène la formation d'un grossier réticulum à mailles larges.

Quelles conclusions peut-on tirer des observations que nous venons de relater? Dans les noyaux de Courge, aucun élément structural, autre que les euchromocentres et le nucléole, n'est visible dans les noyaux normaux. La structure *réticulo-alvéolaire* qui prend naissance sous l'action de l'acide acétique nous paraît due à une floculation réversible de l'enchylème; ce dernier étant colorable en rose par réaction nucléale, sa floculation donne naissance à un « pseudo-réseau » légèrement teinté. Cette interprétation trouve un appui dans le fait que dans les épidermes traités pendant dix minutes par la solution acétique, l'enchylème des noyaux est devenu totalement incolore, tandis que le pseudo-réseau formé de filaments nettement anastomosés, est plus marqué (1).

En ce qui concerne le noyau d'*Elodea*, nous pensons que le réseau apparu sous l'action de la solution acétique correspond à une organisation préexistante, la floculation de l'enchylème se produisant, au moins au début (tant qu'elle est réversible), suivant des éléments de structure déjà présents, tels qu'ils sont mis en évidence, après simple fixation, par réaction nucléale. L'augmentation de réfringence du réseau des noyaux de *Sagittaria* correspondrait à un phénomène analogue.

Action d'une solution hypertonique de glucose. — L'homogénéisation apparente, réversible, des noyaux réticulés sous l'action de solutions hypertoniques est un fait bien connu (BELAR, 1930; STRUGGER, 1932; STROHMEYER, 1935; KUWADA, 1937).

(1) P. DANGEARD admet qu'une partie du réseau observé *in vivo*, sous l'action de l'eau acétique, est due à un phénomène réversible de floculation de l'enchylème tandis qu'une autre partie correspondrait à un réseau « réel » invisible dans des conditions normales.

Dans les noyaux des cellules des feuilles de Sagittaire, plasmolysées sous l'action d'une solution moléculaire de glucose, la structure s'atténue peu à peu, et, au bout de quelques heures, peut disparaître totalement (pl. II, fig. 21-22). Des degrés d'homogénéisation très variés peuvent être observés dans les divers noyaux d'un même fragment de feuille. Si l'on reporte le matériel étudié dans l'eau, les noyaux non encore complètement homogènes reprennent rapidement leur état primitif. Quant aux noyaux totalement homogénéisés, ils peuvent soit récupérer leur structure normale (plusieurs heures sont alors nécessaires), soit mourir, et dans ce cas, ils diminuent fortement de volume en restant homogènes.

D'après ces observations, il semble que des noyaux réticulés peuvent être complètement homogénéisés, puis retrouver leur état primitif. Cependant quand on examine du matériel fixé, puis coloré par la méthode de Feulgen, après une plasmolyse prolongée, on remarque que les noyaux devenus complètement homogènes sont relativement rares et sont complètement pycnotiques; de ce fait on imagine mal des noyaux ayant atteint un état comparable *in vivo* retrouvant leur organisation habituelle. A côté de ces noyaux, on en observe d'autres, dans lesquels une structure est encore discernable (pl. II, fig. 23) : il y existe un réticulum formé de filaments nettement anastomosés (1), où l'enchylème est fortement coloré en violet, surtout dans la partie centrale. Ces transformations, accompagnées d'une diminution de la réfringence du réseau, nous paraissent suffisantes pour donner à un noyau vivant une apparence homogène sans qu'il y ait liquéfaction des éléments structuraux. Du reste, si l'on observe des fragments de feuilles, qui ont été plongés pendant trois heures dans une solution sucrée, puis deux heures dans l'eau, et enfin, fixés et colorés, on remarque à côté de noyaux ayant repris leur structure primitive, d'autres complètement homogénéisés de volume très réduit : ces noyaux qui n'ont pu supporter le dégonflement plasmolytique correspondent certainement aux éléments pycnotiques dont il a été question plus haut.

En conclusion nous dirons que les modifications réversibles observées sous l'action de l'eau acétique ou des solutions hypertoniques ne correspondent pas au passage d'un type nucléaire à un autre type, mais que tant que ces transformations sont compatibles avec un retour à l'état primitif, il n'y a pas de changements essentiels dans la répartition de la chromatine du noyau.

INDICATION DES TECHNIQUES UTILISÉES

Nous nous bornerons à citer le nom des techniques que nous avons utilisées, tout ce qui concerne leur réalisation pratique ayant été déjà maintes fois publié (voir par exemple le *Précis de microscopie*

(1) Les anastomoses sont dues à la coalescence des filaments par suite d'une diminution du volume nucléaire.

de LANGERON, 1942; *The handling of chromosomes*, de DARLINGTON et LA COUR, 1942; le mémoire de DOULAT, 1943).

Nous avons vu précédemment que les liquides fixateurs utilisés habituellement (Helly, Navachine, Benda, modifiés par DE ZEEUW), donnaient des résultats comparables, ne modifiant pas le type nucléaire. Cependant, au cours de nos recherches, nous avons observé des matériels très divers, et nous avons constaté que le liquide de Helly nous donnait les meilleurs résultats. Ces résultats, dans une étude générale telle que celle que nous avons faite, doivent être envisagés sous deux angles : fixation, et, en fonction de cette fixation, coloration qui la suit. La méthode de coloration que nous avons le plus fréquemment utilisée est la réaction de Feulgen, méthode microchimique bien mise au point, capable de déceler avec sûreté la répartition de l'acide thymonucléique (1). Après fixation au Helly, sauf dans de très rares cas, la réaction nucléale est toujours réussie après un quart d'heure à vingt minutes d'hydrolyse, tandis que, après fixation au Benda, cependant est bon fixateur, les résultats sont plus irréguliers ; l'acide osmique, contenu dans ce dernier liquide, teinte généralement le fond nucléaire en brun clair, ce qui masque les éléments donnant une réaction nucléale faiblement positive. Après fixation au Regaud, on peut obtenir de bonnes préparations par réaction nucléale, quand il s'agit de tissus jeunes, mais nous avons peu employé ce liquide à partir du moment où nous avons reconnu que son action pouvait être homogénéisante. Quant au Navachine, il donne dans l'ensemble de moins bons résultats que le Helly (auréoles périnucléolaires plus fréquentes et plus larges, réseau souvent plus grossier, coloration au Feulgen réussissant de façon irrégulière). Bien que le fixateur de Helly nous ait paru le plus pratique pour les études générales, nous avons fréquemment employé les liquides de Benda et de Navachine pour les études de détail, car ce sont des agents fixateurs après lesquels les colorations au violet de Gentiane et à l'hématoxyline sont meilleures qu'après usage du Helly.

Nous avons aussi utilisé les méthodes de coloration rapides, au carmin et au lacmoïde acétiques, préconisées par les auteurs allemands (HEITZ, GEITLER) et par DARLINGTON et LA COUR (1942). Elles donnent de bons résultats en ce qui concerne les noyaux réticulés typiques, mais ne permettent pas d'apprécier avec suffisamment de sécurité les structures intermédiaires entre les types réticulés et euchromocentriques. Ajoutons cependant que la structure spiralée des chromosomes est généralement bien nette après utilisation du lacmoïde acétique.

(1) Nous considérons la « chromatine », comme la substance donnant une réaction nucléale positive, la caractérisant ainsi par la présence d'acide thymonucléique, un de ses constituants les plus importants et le seul qu'on puisse mettre actuellement en évidence, avec sécurité, par réaction microchimique.

La méthode de TURCHINI, CASTEL et KHAN VAN KIEN, 1944, qui permet de déceler le ribodésosé contenu dans l'acide thymonucléique, ne donne pas de meilleurs résultats que la réaction nucléale et nous a paru d'un emploi moins pratique.

DIFFÉRENTS TYPES DE STRUCTURE NUCLÉAIRE

Ce chapitre sera consacré à l'étude détaillée de l'organisation nucléaire de quelques espèces choisies parce que leurs noyaux nous ont paru particulièrement représentatifs des diverses structures nucléaires rencontrées.

Nous décrirons tout d'abord la structure du noyau chez les espèces suivantes : *Allium cepa* L., *Triticum vulgare*, *Hordeum vulgare* L., *Zea mays* L., *Pisum sativum* L., *Pinus Pinaster* Soland., *Psilotum triquetrum* Sw., *Bryonia dioica* Bieb., *Datura Stramonium* L., *Urtica pilulifera* L., *Elodea canadensis* Mischx., *Veratrum album* L., *Solanum tuberosum* L., *Hibiscus syriacus* L., *Cucumis sativus* L., *Ricinus communis* L., *Mercurialis annua* L. Nous envisagerons ensuite les rapports qui peuvent être trouvés entre ces différentes structures et nous essaierons d'établir leur classification.

ÉTUDE DE LA STRUCTURE NUCLÉAIRE

DE QUELQUES ESPÈCES

Noyau d'*Allium Cepa* L.

La structure « réticulée » typique de ce noyau et les processus de sa division ont été décrits depuis longtemps par de nombreux auteurs (SCHAEFFNER, 1898, GRÉGOIRE, 1906, etc...). L'observation vitale d'*Allium Cepa* a été réalisée par GUILLIERMOND (1930), puis GUILLIERMOND et GAUTHERET (1937) qui, travaillant en lumière naturelle, ou à l'aide du micropolychromar, y observent une fine structure, toujours bien nette « semblant constituée par une sorte de fin réseau ».

HEITZ (1932) y décrit des chromocentres de position bien définie et qui correspondent, les uns à des parties proximales de chromosomes formant une sorte de calotte, tandis que les autres sont constitués par des extrémités chromosomiques plus fortement colorées et restant apparentes sous forme de granulations. P. DANGEARD confirme ces observations (1937). SCHAEDE (1937) rapproche la structure nucléaire d'*Allium Cepa* de celle de *Pinus* : elle serait caractérisée par un ensemble de « gouttelettes » (*Tröpfchenkern*) présentant une forte réaction nucléale et réunies entre elles par de petits filaments incolores. Cette description a été critiquée par MANGENOT (1942) qui confirme au contraire les observations de HEITZ. La mitose d'*Allium Cepa*, objet de maintes descriptions (SHARP, 1920, BELAR, 1930, EICHORN, 1931, MANGENOT, 1942) se déroule suivant les processus habituels aux noyaux pourvus d'une importante charpente chromatique.

Nos observations ont porté sur les noyaux des cellules méristématiques de racines de bulbe, fixées et colorées par des méthodes variées

(fixations : Helly, Benda, Navachine; coloration : Feulgen, hématoxyline, violet de Gentiane).

À la télophase, les chromosomes se présentent comme des bandes faiblement chromatiques, violet clair ou grises suivant la méthode de coloration employée, dans lesquelles on observe, soit un filament enroulé en spires plus ou moins serrées, soit deux filaments entrecroisés formant des 8, ou même disposés parallèlement sur un petit parcours (pl. III, fig. 40). La partie des chromosomes voisine de la région d'insertion ne subit pas chez tous des phénomènes catachromatiques aussi intenses : dans certains fragments (6 environ), la matrix reste partiellement conservée, formant ainsi des chromocentres non compacts. En outre, il existe 8 à 10 chromocentres granuleux distaux, symétriques dans les noyaux frères.

Après réaction de Feulgen, quel que soit le fixateur utilisé, le noyau interphasique apparaît entièrement rempli d'un ensemble de fins filaments, « le réseau », présentant une réaction nucléale positive (pl. III, fig. 41, 42, 43). En plus du réseau, on peut observer, comme l'ont décrit HEITZ (1932), puis MANGENOT (1942), des chromocentres à contours irréguliers correspondant à la région proximale des chromosomes (pl. III, fig. 43, vue polaire), et d'autres, ovoïdes, plus compacts, distaux (fig. 41).

Par coloration au violet de Gentiane, après fixation par les liquides de Benda ou de Navachine, l'aspect est sensiblement le même qu'après réaction nucléale. Après l'utilisation de l'hématoxyline et de l'éosine, suivant une fixation au Benda ou au Navachine, dans le fond nucléaire gris-rosé, on distingue de minces filaments, peu colorables, parce que très sensibles à la régression à l'alun de fer. Les chromocentres sont alors seuls bien colorés (fig. 1, dans le texte).

Par l'examen approfondi des noyaux d'*Allium Cepa* (surtout du matériel Helly-Feulgen et Benda-violet de Gentiane), qui sont, par leur grande taille, favorables à l'observation, nous avons essayé de savoir à quoi correspond exactement ce que l'on désigne habituellement par le mot de « réseau ». Pour cela nous avons examiné des régions où les éléments structuraux se présentent sous une faible épaisseur, au-dessus du nucléole, par exemple, ou dans des coupes minces de calottes de noyau. Ces observations nous ont montré que ce que l'on appelle un « réseau » n'est en réalité que le résultat de l'enchevêtrement de fins filaments, de calibre irrégulier, que l'on peut suivre sur un petit parcours (pl. III, fig. 44). L'examen des processus catachromatiques montre qu'il y a un rapport de continuité entre ces filaments formant le « réseau » interphasique et les chromonémas apparus dans les chromosomes pendant la télophase. Ces filaments sont-ils conservés tels quels pendant l'interphase ? Il semble bien que non, car le volume d'un noyau au repos est beaucoup plus grand que celui d'un noyau télophasique et la masse filamenteuse y est au moins aussi dense. Il faut donc admettre l'allongement des chromonémas télophasiques pendant l'intercinèse. Cet accroissement peut s'expliquer de façon très simple si les deux filaments chromonématiques isolés à la télophase,

qui correspondent déjà aux deux futures chromatides de la métaphase suivante, possèdent une structure spiralée et s'allongent pendant l'interphase par dés spiralisation. En même temps que la dés spiralisation, s'effectuerait l'accroissement en épaisseur des filaments considérés.

Une dernière question se pose : celle de la réalité des anastomoses observées entre les filaments chromonématiques. Bien souvent, en

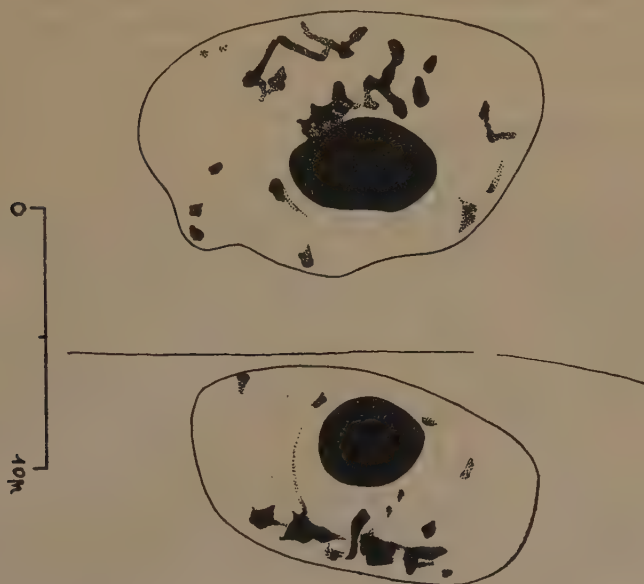


FIG. 1. — Noyau d'*Allium Cepa* (Navachine-Hématoxyline) ; seuls les chromocentres ont été figurés.

examinant de minces calottes de noyau ou des portions de réseau situées au-dessus du nucléole, nous avons eu l'impression que ces filaments étaient indépendants, n'étant pas liés latéralement à leurs voisins ; cependant, parfois, il y a coalescence entre deux chromonémas proches, ceci étant plus fréquent dans les noyaux des cellules âgées, ou encore après fixation au liquide de Navachine. On peut donner deux sortes d'explication de ces observations : les anastomoses se forment réellement en plus grand nombre dans les noyaux où l'interphase est assez longue, ou qui sont définitivement quiescents ; ou bien, les noyaux âgés sont plus sensibles à l'action des fixateurs qui provoquent la formation d'anastomoses artificielles.

Les noyaux d'*Allium* ont donc une organisation primordialement filamenteuse : le « réseau » est constitué par l'ensemble des chromonémas déroulés à l'interphase, et, les anastomoses, si elles ne correspondent pas à des artefacts, n'ont qu'une importance secondaire.

Nous avons vu qu'à la télophase les figures observées permettaient de penser que deux chromonémas s'individualisaient dans chaque chromosome dès ce stade. Pendant l'interphase, il est difficile de suivre les deux filaments frères qui doivent effectuer des parcours parallèles, voisins. Au début de la prophase, les deux chromonémas séparés à la télophase se rapprochent et s'accroissent étroitement, le plus souvent un seul filament étant visible au moment où se forme la spirale mineure.

A la métaphase, les 16 chromosomes (comptés pour la première fois par SCHAFFNER, 1918) ont une longueur moyenne de $12\ \mu$, leur épaisseur étant légèrement supérieure à $1\ \mu$. Seule la région d'insertion des chromosomes se trouve dans le plan équatorial.

Noyau de *Triticum vulgare*

La structure du noyau interphasique de Blé (considérée comme typiquement « réticulée ») est très voisine de celle d'*Allium*, elle s'en distingue toutefois par l'absence de chromocentres (fig. 47), et par son apparence est encore plus nettement filamenteuse.

L'observation de la télophase montre que les filaments ainsi visibles, correspondent à l'ensemble des chromonémas spiralés, dégagés des chromosomes lors de la catachromase. Dans ces chromosomes, très longs et bien plus grêles que ceux d'*Allium*, on n'observe souvent qu'un seul filament spiralé (pl. III, fig. 46), mais cependant, parfois, on distingue des figures en 8 rappelant celles décrites chez *Allium*, mais beaucoup moins nettes; cette différence est due à ce que les chromosomes de Blé sont beaucoup plus grêles que ceux d'*Allium*; l'écartement des chromonémas au cours de la télophase est moins poussé. Enfin, si l'on n'observe pas de chromocentres, comme dans le noyau d'*Allium*, dans la région proximale, les noyaux sont un peu plus chromatiques que dans la région distale, ce qui forme une sorte de calotte peu marquée.

Les chromosomes métaphasiques ($2n = 42$), sont très grêles et très allongés; leur longueur moyenne est de $12\ \mu$, leur épaisseur étant légèrement inférieure à $1\ \mu$.

Noyau d'*Hordeum vulgare* L.

Le noyau d'*Hordeum vulgare* a été l'objet d'une étude de HEITZ, dans son important travail consacré à l'origine des chromocentres (1932) et fut pris par cet auteur comme type des noyaux « à calotte ».

Nos observations ont porté sur des méristèmes radiculaires d'*Hordeum vulgare* L., fixés aux liquides de Helly et Navachine, colorés par la méthode de Feulgen, le violet de Gentiane et l'hématoxyline. Ces noyaux se distinguent de ceux précédemment décrits par le fait qu'à l'interphase, la substance chromatique est répartie à un pôle du noyau, au lieu d'emplir régulièrement tout l'espace nucléaire (pl. III, fig. 48 à 53).

A la télophase, les contours des chromosomes perdent leur netteté tandis que leurs extrémités tendent à se décolorer; les chromonémas sont alors dégagés, fortement chromatiques dans la région proximale, et se déchromatinisant progressivement en allant vers les extrémités; de même que chez *Allium*, il semble qu'il existe deux chromonémas par chromosome dès ce stade. L'« état » du chromosome à la fin de la télophase (pl. III, fig. 48) peut être décrit de la façon suivante : la région proximale est fortement colorée, les chromonémas n'y ayant pas subi de déchromatinisation et la substance matricielle y étant aussi partiellement conservée; vers les extrémités, on passe insensiblement à des portions de chromosome dans lesquelles la matrix a complètement disparu, les chromonémas ainsi dégagés ayant eux-mêmes été déchromatinisés plus ou moins fortement.

A l'interphase la position des chromosomes ne change pas : la calotte chromatique est bien visible dans la plupart des noyaux (pl. III, fig. 49, 51).

Dans les cellules procambiales, qui atteignent très vite une taille assez grande, se trouvent des noyaux volumineux permettant une observation plus précise de la structure nucléaire (pl. III, fig. 50 et 52). Dans les régions peu chromatiques, on observe de fins filaments, dont la coloration varie du rose pâle au violet après réaction nucléaire; ils correspondent à des chromonémas ayant subi une décoloration assez poussée. Dans les parties très chromatiques, les filaments sont nettement plus épais, et sont plus densément enchevêtrés.

Dans les chromosomes en formation la partie proximale est très fortement colorée, tandis que les extrémités sont constituées par des filaments finement zigzagants, peu chromatiques (pl. III, fig. 53). Les chromosomes métaphasiques très allongés (8-10 μ) ne peuvent s'étendre entièrement dans le plan équatorial et le dépassent largement de chaque côté (2 $n = 14$, UBISCH, 1921).

Noyau de *Pisum sativum* L.

La structure nucléaire du Pois a déjà été examinée (P. DAN-GEARD, 1937; C. DELAY, 1940). Dans les noyaux du méristère radicaire, on observe un « réticulum » dont la structure intime est la même que celle décrite précédemment par les réseaux d'Oignon et de Blé. Cependant, dans l'ensemble, les noyaux sont moins chromatiques que ceux des espèces précitées, sans doute parce que les chromonémas déroulés qui se forment sont plus grêles et moins abondants. La région proximale des noyaux télophasiques est plus colorée que la région distale, et forme pendant l'interphase une sorte de calotte plus chromatique, beaucoup moins nettement individualisée que celle du noyau d'Orge, les parties distales des chromonémas restant toujours bien colorables. Il n'y a pas de chromocentres granuleux compacts, autres que les satellites qui sont en général accolés au nucléole (pl. III, fig. 54).

Les chromosomes, au nombre de 14, ont environ 4 μ 5 de longueur et ne peuvent s'étaler entièrement dans le plan équatorial.

Noyau de *Zea Mays* L.

La chromaticité générale du noyau est du même ordre que celle de l'espèce précédente, mais en plus du « réseau » il existe des chromocentres granuleux et compacts (pl. III, fig. 55). L'observation des télophases montre que certaines de ces formations correspondent aux régions proximales des chromosomes (6 à 8), tandis que d'autres (6 environ) sont constituées par des portions des extrémités chromosomiques n'ayant pas subi les phénomènes catachromatiques. En outre, dans la région polaire, les chromonémas restent plus fortement colorables que dans les extrémités des chromosomes : il se forme ainsi une calotte, beaucoup moins marquée, cependant, que celle d'*Hordeum*.

Les vingt chromosomes ont en moyenne $4 \mu 5$ de long.

Noyau de *Pinus Pinaster* Soland.

La structure nucléaire de différentes espèces de *Pinus* a déjà été étudiée par divers auteurs (EICHORN, 1931 ; M^{me} DOUTRELIGNE, 1939 ; DOULAT, 1943).

Nos observations ont porté sur des méristèmes radiculaires de *Pinus Pinaster* obtenus par germination de graines à l'étuve, fixés aux liquides de Benda, Helly, Navachine, colorés par les méthodes de Feulgen, violet de Gentiane, hématoxyline.

À la télophase il apparaît un (ou deux) filament spiralé au sein de chaque chromosome, qui devient plus net ultérieurement, par suite de la décoloration d'une partie de la substance matricielle (pl. IV, fig. 57). Ce filament le plus souvent apparaît simple ; cependant dans certains cas on observe des figures en 8, laissant supposer que, dès la télophase, la bipartition du chromonéma est réalisée. Nous avons observé jusqu'à huit nucléoles dans des coupes transversales de noyaux télophasiques.

Jusque-là, les bandes chromosomiques sont d'une largeur à peu près constante et d'une coloration relativement homogène, malgré la présence de quelques zones plus empâtées, mais les chromocentres décrits par les différents auteurs dans le noyau quiescent ne se différencient pas très distinctement des autres constituants morphologiques du noyau. Ces chromocentres n'apparaissent nettement que plus tard et, semble-t-il, de la façon suivante : certaines parties du chromonéma s'étirent, se déchromatinisent plus au moins, tandis que d'autres restent fortement spiralées et engluées par la substance matricielle (pl. IV, fig. 58). Dans les noyaux interphasiques, on observe des chromocentres de formes irrégulières, parfois assez volumineux, qui semblent, dans certains cas, nettement formés par deux ou trois tours de spires de chromonéma, et qui peuvent être prolongés par de courts et fins filaments zigzagants (pl. IV, fig. 59, 60, 61, 62) ; dans certains noyaux les chromocentres sont disposés en files, ce qui correspond à l'emplacement d'un même chromosome (pl. IV, fig. 62, 61). Les

noyaux interphasiques renferment un nombre relativement élevé de nucléoles de petite taille : trois, quatre, cinq et même davantage. Par coloration au violet de Gentiane, après fixation au Navachine, le noyau a la même structure (pl. IV, fig. 63). Les noyaux quiescents des zones plus âgées de la racine ou de la coiffe (pl. IV, fig. 65) ne présentent pas de différence structurelle avec les noyaux interphasiques.

Ces noyaux offrent donc un aspect nettement différent de ceux d'*Allium*, car l'ensemble filamenteux que nous continuons à désigner sous le nom de « réseaux » se trouve considérablement réduit, pratique-

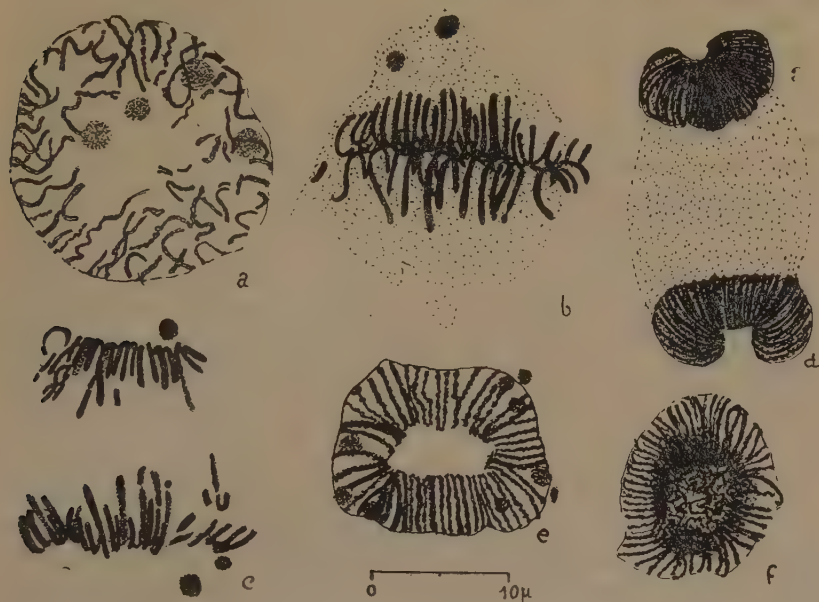


FIG. 2. — Mitose de *Psilotum triquetrum*, (a) prophase; (b) métaphase; (c) anaphase; (d) télophase en coupe longitudinale; (e) et (f) noyaux télophasiques coupés transversalement.

ment inexistant. La plus grande partie des chromosomes est conservée sous forme de chromocentres, où les chromonémas généralement bien visibles restent fortement spiralés.

Au début de la prophase l'alignement des chromocentres est plus net; les chromonémas situés entre eux se rechromatinisent et se spiralisent à nouveau (pl. IV, fig. 64 et 66). Les chromosomes métaphasiques ($2n = 24$) sont de grande taille (longueur, 10 à 12 μ ; épaisseur, environ 1 μ) et dépassent largement le plan équatorial.

Noyau de *Psilotum triquetrum* Sw.

Nous avons étudié le noyau de *Psilotum triquetrum* bien que, systématiquement, cette plante n'entre pas dans le cadre de notre travail,

parce que des observations préliminaires (1941) nous avaient montré les caractères intéressants de son organisation nucléaire. Notre étude a porté sur les extrémités de jeunes rameaux fixés aux liquides de Benda, Helly et Navachine, colorés suivant la technique de Feulgen, au violet de Gentiane et à l'hématoxyline.

Les noyaux interphasiques de *Psilotum*, de taille assez grande (en moyenne $16\ \mu$ de diamètre), sont remarquables par leur aspect granuleux : dans l'enchylème légèrement coloré, on observe un grand nombre de chromocentres fortement chromatiques (pl. IV, fig. 68, 69 ; les granulations représentées correspondent à celles visibles dans un seul plan) ; les nucléoles, de petite taille ($2\ \text{à}\ 3\ \mu$ de diamètre), sont assez nombreux : on en compte généralement de cinq à huit. Les chromocentres, de taille régulière ($0,6\ \text{à}\ 0,8\ \mu$ de diamètre), sont fréquemment alignés et peuvent même être liés les uns avec les autres, par quatre ou cinq ; ils se présentent alors plutôt comme un cordon épais, étroitement spiralé. On observe parfois, dans les coupes très minces, de très fins filaments onduleux (pl. IV, fig. 69), mais ces formations sont très rares, et, le plus souvent, aucun élément filamenteux n'est visible entre les granulations.

Les noyaux qui vont entrer en prophase deviennent plus chromatiques ; les files de chromocentres y sont beaucoup plus nettes, disposées parallèlement dans la masse nucléaire (pl. IV, fig. 70) ; elles apparaissent, à ce moment, comme une spirale chromatique à tours serrés, un peu empâtée par la substance de fond. La figure 71 représente quelques fragments de chromosomes, en fin de prophase, où la structure spiralée est encore bien visible (remarquer l'existence de satellites nettement divisés en deux). La figure 2 a (dans le texte), montre aussi une fin de prophase ; les chromosomes sont groupés surtout le long de la membrane nucléaire, tandis que le centre du noyau n'en contient pas. Cette disposition, que l'on observe fréquemment à ce stade, trouve son explication dans la position des chromosomes à la télophase.

La métaphase et l'anaphase se déroulent dans l'ensemble suivant les processus habituels, mais offrent néanmoins quelques caractères particuliers : conservation presque constante des nucléoles et disposition spéciale des chromosomes à la télophase. Dans les plaques équatoriales, les chromosomes sont très nombreux, filiformes et si serrés qu'il est impossible de déterminer leur nombre dans le sporophyte ; 48 chromosomes ont été comptés par ROSEN (1896) lors de la division réductrice. En coupe longitudinale, les chromosomes métaphasiques apparaissent très allongés ($10\ \mu$), leurs extrémités dépassant largement le plan équatorial (fig. 2 b).

Quel que soit le mode de coloration employé (Feulgen, vert lumière, hématoxyline, ou violet de Gentiane), les nucléoles sont presque toujours visibles pendant l'anaphase et la métaphase. On en observe un, deux, trois et même plus, situés à proximité des pôles du fuseau, leur répartition étant du reste variable : ils peuvent être réunis tous à une même extrémité (fig. 2 b), ou bien on en trouve un ou deux

à chaque pôle (fig. 2 c). Dans quelques cas, très rares, nous avons observé un nucléole mêlé aux chromosomes dans la plaque équatoriale. Cette conservation des nucléoles pendant la mitose chez *Psilotum* avait été déjà signalée par GUIGNARD (1894).

Les figures 73 (pl. IV) et 2 e, f (dans le texte), représentent des coupes transversales de télophases; on y remarque une disposition « en couronne » des chromosomes, laissant même parfois un vide au milieu (fig 2 e). En coupe longitudinale, les noyaux sont invaginés dans leur partie proximale (fig. 2 d ; 72, pl. IV). Cette disposition n'est pas sans analogie avec ce que l'on observe à la télophase dans certains végétaux à centrosomes, et du reste, l'existence des sphères directrices pendant la mitose des cellules mères des spores a été signalée par KARSTEN (1893) qui admettait qu'elles provenaient des nucléoles, et par GUIGNARD (1894) qui distingua parfaitement ces deux sortes d'organites. Dans des préparations fixées au Navachine, et colorées à l'hématoxyline, nous n'avons jamais remarqué l'existence de centrosomes, tant pendant la métaphase que pendant l'anaphase, dans les noyaux de la région méristématique.

Les chromosomes à la télophase (fig. 72) se présentent comme des filaments épais formant une spire à tours serrés, qui se résout par la suite en une série de granulations isolées (parfois réunies entre elles par trois ou quatre), soit par simple coupure, soit par déchromatination totale de certaines parties. On n'observe pas de fins filaments chromonématiques, comparables à ceux formant le réseau d'*Allium*.

Noyau de *Bryonia dioica* Bieb.

Le noyau de *Bryonia* a été déjà étudié par plusieurs auteurs, TISCHLER (1906), STRASBURGER (1910) et surtout P. DANGEARD (1934), qui y décrit des chromocentres assez gros et le classe parmi les noyaux à chromocentres composés.

Nos observations ont porté sur les noyaux de méristèmes radiculaires obtenus par germination de graines à l'étuve, fixés par les liquides de Helly, Navachine, Benda, colorés par la méthode de Feulgen, le violet de Gentiane et l'hématoxyline.

A la télophase, après tassement polaire, les chromosomes, qui se présentent alors comme des bâtonnets, plus courts qu'à la métaphase, s'écartent les uns des autres, et apparaissent, dans les coupes transversales, nettement séparés, leur constriction primaire étant fréquemment bien visible (pl. V, fig. 74). A ce stade, où la membrane nucléaire s'est pourtant déjà reformée, les phénomènes de catachromase ne sont pas encore visibles au sein des chromosomes, qui paraissent homogènes. De nombreux nucléoles, jusqu'à cinq, sont parfaitement visibles à ce moment.

Les phénomènes intimes de la catachromase sont difficilement analysables à cause de la taille réduite des chromosomes; cependant les figures observées indiquent une évolution comparable à celle des

noyaux réticulés, par individualisation — ou plutôt réapparition — et déspiralisation d'un, ou même de deux, filaments spiralés (pl. V, fig. 75, deux noyaux frères). Dans les jeunes noyaux ainsi formés, on observe des chromocentres assez nombreux, non homogènes, certains d'entre eux, tendant à se rapprocher, pour donner naissance aux chromocentres composés que l'on observe dans les noyaux adultes. Cette agrégation présente des degrés variables suivant les noyaux, cependant, le nombre des chromosomes qui prennent part à l'édification d'un chromocentre composé est le plus souvent égal à deux ou trois.

Dans les noyaux adultes, de plus grande taille, on observe que les chromocentres collectifs sont formés par un ensemble de filaments zigzagants, spiralés, colorés intensément, pouvant être coalescents ou plus ou moins entremêlés (pl. V, fig. 76 à 82); cet ensemble filamenteux correspond aux chromonémas isolés des chromosomes à la télophase. Cette structure « chromonématique » n'est, du reste, pas nettement visible dans tous les chromocentres; elle peut être masquée par des agglomérations de substance restée fortement colorable, correspondant peut-être à la substance matricielle (pl. V, fig. 79, en haut; et fig. 89 b). La forme et la taille des chromocentres varient suivant les noyaux: il s'agit soit de plages relativement larges (pl. V, fig. 79-80), soit de bandes assez étroites (fig. 78, 81, 82, 89). Ces différences sont en relation avec le nombre de chromosomes entrant dans la constitution de chaque chromocentre et leur disposition réciproque. Dans certains noyaux, on observe même des chromocentres formant de petites calottes dont la structure rappelle tout à fait celle décrite dans les noyaux d'Orge (pl. V, fig. 80, 91).

Entre les chromocentres, le suc nucléaire apparaît non coloré, clair; on y distingue souvent des filaments peu chromatiques, prolongeant les chromonémas très colorés dont l'ensemble forme les chromocentres, qui se perdent à travers l'enchyème (pl. V, fig. 76 à 80).

A la prophase, les chromosomes se forment directement à partir des filaments spiralés décrits plus haut, dans les chromocentres: ces filaments deviennent encore plus nets et plus colorés, et sont généralement entrecroisés (pl. V, fig. 83, 84, 85). Ces régions très colorées sont prolongées par d'autres, dont la chromatécité s'atténue progressivement en allant vers les extrémités, correspondant à des parties de chromosome ayant subi des transformations catachromatiques plus prononcées. Au cours de la prophase les filaments s'individualisent (fig. 86, 87, 88), se raccourcissent par respiration et donnent naissance aux chromosomes. Ces derniers se groupent au milieu de la cellule, entourant le nucléole qui persiste très longtemps. En métaphase les vingt chromosomes (STRASBURGER, 1910) ont une longueur moyenne de 3 à 3 μ 5 et sont presque entièrement étalés dans le plan équatorial.

Si nous comparons la structure nucléaire de la Bryone à celle décrite chez l'Orge, nous pourrions faire les remarques suivantes:

Chez ces deux plantes, les chromonémas des régions proximales des

chromosomes demeurent bien colorés durant l'interphase, tandis que ceux qui forment les extrémités subissent une déchromatinisation plus ou moins poussée, qui est, semble-t-il, beaucoup plus profonde chez la Bryone que chez l'Orge.

Les chromonémas de plusieurs chromosomes se réunissent pour former des chromocentres collectifs, de structure réticulée : chez l'Orge, à ce « chromocentre réticulé » participent tous les chromosomes, et ainsi se forme la « calotte » qui occupe le pôle du noyau ; chez la Bryone, plusieurs chromocentres isolés se forment, correspondant chacun à quelques chromosomes.

Noyau de *Datura Stramonium* L.

Lorsqu'on examine, après fixation au Navachine et coloration au violet de Gentiane, une coupe de méristème radiculaire de *Datura stramonium*, on observe que de très nombreux noyaux renferment des filaments plus ou moins spiralés, soit isolés, soit groupés en amas, qui font penser à des figures de début de prophase, mais qu'une étude plus attentive révèle être des noyaux interphasiques.

A la télophase, les chromosomes de *Datura* se présentent comme des bâtonnets, légèrement arqués, le plus souvent assez courts. Dans certains cas, surtout dans des coupes transversales, on observe, chez quelques-uns d'entre eux une structure spiralée (pl. VI, fig. 96, 97 et 98). Pendant les phénomènes catachromasiques, les chromosomes ne restent pas isolés, mais certains manifestent une attraction particulière, se rapprochant les uns des autres, comme cela est bien visible dans la figure 96 (pl. VI), où les restes de quatre chromosomes se détachent au-dessus du nucléole, se rapprochant deux à deux. Dans la figure 98 on observe deux séries de chromosomes qui paraissent placés bout à bout.

Les figures 99, 100, 101, 102 représentent quelques noyaux interphasiques choisis parmi les plus typiques ; dans certains cas (fig. 101, 102), nous avons dessiné chacun d'entre eux dans deux et même trois plans différents. Dans tous, on observe des amas et bandes très chromatiques, dont la forme varie suivant les noyaux. Ces bandes ne sont pas uniformément colorées : à côté de plages où la structure n'est pratiquement pas analysable, on observe des filaments entrecroisés, parfois spiralés, d'un violet intense, qui paraissent englués par une substance violet clair, un peu plus fortement teintée que le fond nucléaire. Il s'agit là de chromocentres composés, et, dans certains cas, on peut, semble-t-il, déterminer le nombre de chromosomes qui prennent part à leur constitution ; ainsi dans la figure 101 (a), on observe un amas chromatique qui correspond à au moins trois chromosomes ; de même, le gros chromocentre central de la figure 101 (c) paraît être formé de 3 ou 4 fragments chromosomiques. Si l'on cherche à compter les chromosomes dont on peut reconnaître l'emplacement dans ce même noyau, on trouve que leur nombre est approximativement égal à celui des

chromosomes de l'espèce ($2n = 24$). Dans presque tous les noyaux, il existe au moins un chromocentre formé d'un filament fortement spiralé, ne correspondant visiblement qu'à un seul chromosome télophasique (pl. VI, fig. 101 a et c ; fig. 102 b ; fig. 103). Dans la figure 103 (pl. VI) nous avons représenté un noyau de parenchyme cortical dont les caractères sont intéressants. Dans la face supérieure (a) — qui doit, semble-t-il, correspondre à une calotte proximale — on observe plusieurs amas fortement colorés, isolés les uns des autres, dont quelques-uns sont nettement formés de deux parties ; à la face inférieure (b), se trouvent de minces filaments zigzagants, peu colorés, rarement aussi développés dans les noyaux de *Datura*.

Après fixation au Helly, et coloration au Feulgen, les noyaux montrent la même structure, mais ils offrent, en général, une allure moins schématique, les filaments chromonématiques se détachent moins nettement (pl. VI, fig. 103, 104).

Le début de la prophase est marqué par l'individualisation, au sein des chromocentres composés, de plusieurs parties, correspondant chacune à un chromosome (pl. VI, fig. 105, 106, 107, 108, 109). A ce stade, on observe dans le noyau toute une série de filaments spiralés plus ou moins irrégulièrement, et plus allongés, semble-t-il, que pendant l'interphase, leurs extrémités, plus grêles, se perdant à travers le nucléoplasme (fig. 105-109). La prophase se déroule suivant les processus habituels.

Le noyau de *Datura* est, par sa constitution, très voisin de celui de Bryone ; c'est aussi un noyau à chromocentres collectifs, ces chromocentres n'étant généralement pas compacts, mais offrant une structure filamenteuse et spiralée très nette.

Noyau d'*Urtica pilulifera* L.

Nos observations ont porté sur des coupes de racines traitées par les fixateurs de Helly et de Navachine, colorées par la méthode de Feulgen et au violet de Gentiane.

Après réaction nucléale, on observe, dans les noyaux interphasiques du méristème radiculaire, un certain nombre de granulations fortement colorées dont la taille et la forme sont variables : elles sont ovoïdes, sphériques ou bien encore, en bâtonnets (pl. VI, fig. 112, 113). Près du nucléole on observe notamment des chromocentres de grande taille, souvent au nombre de quatre, qui sont presque toujours formés de deux parties bien distinctes ; les plus volumineuses de ces formations se rencontrent dans les cellules du parenchyme cortical (pl. VI, fig. 114). Ces chromocentres sont prolongés par de fins filaments, colorés en rose, dont l'ensemble forme un réseau peu coloré mais très net.

Quelle que soit la méthode de coloration employée, les chromocentres sont toujours très visibles. Il n'en est pas de même pour le réseau, qui toujours bien net après réaction nucléale, peut disparaître

complètement après coloration au violet de Gentiane, lors de la différenciation; cependant lorsque cette dernière n'est pas trop poussée, de fins filaments teintés de violet clair sont discernables dans l'enchylème (pl. VII, fig. 117). Au début de la prophase les chromosomes s'individualisent (pl. VII, fig. 119 et 120). On voit alors nettement que les gros chromocentres, situés près du nucléole, sont formés par les régions proximales de deux chromosomes différents (fig. 120). A ce stade la structure spiralée des chromosomes est visible.

A la métaphase, les chromosomes ($2n = 24$, HEITZ, 1926) ont une longueur variant entre 3 et 4 μ et s'étalent presque complètement dans le plan équatorial.

Deux caractères sont donc intéressants à considérer dans les noyaux d'*Urtica pilulifera*: tout d'abord la coexistence d'un réseau extrêmement léger avec de volumineux chromocentres, ensuite la participation de certaines parties de chromosomes différents à la formation de chromocentres composés qui, par leur aspect compact et leurs contours bien nets, diffèrent de ceux que nous avons précédemment décrits chez *Bryonia* et *Datura*.

Noyau d'*Elodea canadensis* Michx

SANTOS (1924) a observé dans les noyaux de cette espèce un réseau avec des éléments granuleux et y a compté un nombre diploïde de chromosomes égal à 48. En 1937, P. DANGEARD classe le noyau d'*Elodea* dans la catégorie des noyaux presque homogènes, sans chromocentres, et le décrit tantôt comme homogène, tantôt comme granuleux, suivant les méthodes de fixation et de coloration employées. A la prophase apparaissent des taches sombres, se précisant de plus en plus, donnant naissance aux chromosomes qui, à ce stade, sont gros et courts.

Nos observations ont porté sur de jeunes bourgeons fixés par les liquides de Helly, de Navachine, de Benda, colorés par réaction nucléale et au violet de Gentiane.

Les noyaux télophasiques, de petite taille, se prêtent mal aux observations: le plus souvent, on n'y distingue qu'un grand nombre de chromocentres, serrés les uns contre les autres. Quelques rares noyaux, où les chromosomes se trouvent plus écartés, nous ont permis d'étudier, de façon plus précise, les transformations catachromatiques (pl. VII, fig. 122): on observe, en des points favorables, l'individualisation au sein des chromosomes, de deux filaments chromonématiques, se croisant pour former des 8, alors que certaines portions chromosomiques restent conservées inchangées, sous forme de chromocentres. Dans la figure 123, qui correspond à une télophase avancée (coupe transversale), on retrouve les mêmes caractères.

Dans les noyaux interphasiques, examinés après fixation au Helly et réaction nucléale, il existe à la fois un réseau et des chromocentres, l'importance de ces deux éléments constitutifs étant susceptibles de

variations ; de ce fait, lorsqu'on observe l'ensemble des noyaux, un certain polymorphisme se manifeste. Dans le type moyen (pl. VII, fig. 124, 125, 126), le plus répandu, l'espace nucléaire est occupé par un fin réseau, coloré en rose ; ce réticulum, à mailles fines et régulières dans les noyaux convenablement fixés, est surtout bien visible au-dessus du nucléole, et dans les calottes nucléaires qui ont été détachées par le rasoir. On observe en outre des chromocentres, ne se présentant pas comme des granulations à contours nets, tranchant bien sur le fond, mais plutôt sous forme de taches assez mal définies, irrégulières et généralement plus larges que les chromosomes à la métaphase.

Le plus souvent, il n'y a qu'un seul nucléole, parfois deux, rarement trois. Très fréquemment, on voit, fixés sur le nucléole, un ou deux satellites ponctiformes, colorés en violet par la méthode de Feulgen, et se différenciant des chromocentres décrits plus haut par des contours très nets (pl. VII, fig. 129).

Certains noyaux, relativement peu nombreux, se différencient du type moyen décrit plus haut, par le fait que l'on n'y distingue pas de chromocentres : tout l'espace nucléaire s'y trouve rempli par un fin réseau à mailles régulières présentant généralement de larges plages plus chromatiques (pl. VII, fig. 127-128).

À la prophase, les chromosomes réapparaissent sous forme de filaments, s'individualisant aux dépens des chromocentres et du réseau. À ce moment, les chromocentres tendent à s'allonger et deviennent plus fortement colorables ; ils sont prolongés par des filaments beaucoup moins chromatiques qu'eux-mêmes (pl. VII, fig. 131 et 133). L'examen des processus anachromatiques montre que les chromocentres les plus volumineux des noyaux interphasiques sont des formations collectives (fig. 131, voir le chromocentre situé au-dessus du nucléole).

Les chromosomes métaphasiques sont de courts bâtonnets ($3 \text{ à } 3 \mu 5$), parfois en forme de V avec constriction médiane, ou bien à branches inégales avec constriction subterminale ; il existe au moins une paire de chromosomes à satellites.

L'examen du matériel fixé au Navachine et coloré au violet de Gentiane, confirme, dans l'ensemble, les observations rapportées plus haut (fig. 134). Cependant, dans certains noyaux, le réseau, plus sensible à la régression, disparaît complètement, ne laissant subsister que des chromocentres colorés en violet foncé (fig. 133). Ces chromocentres paraissent plus compacts qu'après coloration au Feulgen, et, par suite de la disparition du réseau, il est plus facile de les dénombrer qu'après réaction nucléaire ; on en compte, en général, de vingt à trente, nombre beaucoup moins élevé que le nombre des chromosomes, ce qui indique que certains de ces derniers subissent des transformations catachromatiques complètes.

Les observations faites sur les noyaux d'*Elodea* peuvent être interprétées de la façon suivante : à la télophase, certaines parties des chromosomes se dés spiralisent ; leurs chromonémas se déchromatinisant partiellement forment un fin réseau colorable en rose ; les autres

parties des régions chromosomiques subissent des transformations catachromasiques moins poussées, pouvant se dés spiraliser partiellement sans se décolorer, et donnant naissance à des chromocentres non compacts, de formes variables, qui s'organisent parfois en formations collectives (pl. VII, fig. 124, 125, 126, 130); chez quelques noyaux la totalité des chromosomes subit des transformations catachromasiques plus poussées (se continuant longtemps pendant l'interphase) et il se forme alors une structure presque uniformément réticulée (pl. VII, fig. 127, 128).

Noyau de *Veratrum album* L.

La structure du noyau de cette espèce n'a été, à notre connaissance, l'objet d'aucune étude. STENAR (1928) et MILLER (1930) y ont compté 16 chromosomes.

Notre étude a porté sur des jeunes fleurs d'âges variés, fixées par les liquides de Helly et de Navachine et colorées par la méthode de Feulgen, au violet de Gentiane, ou à l'hématoxyline.

Le noyau de *Veratrum* rappelle celui d'*Elodea* par un certain nombre de caractères; il y existe en effet un fin réseau et des chromocentres dont l'importance relative peut varier. Dans la plupart des noyaux, on observe un réseau peu dense mais bien net portant des chromocentres granuleux (pl. VII, fig. 135, 136); chez d'autres (pl. VII, fig. 137, 138), les chromocentres granuleux n'existent plus et sont remplacés par des plages réticulées qui correspondent, ainsi que l'a montré l'examen des processus prophasiques (pl. VII, fig. 139, 140), à des chromocentres collectifs. Les noyaux de la deuxième catégorie nous ont paru surtout abondants dans les régions où les cellules se divisent et on peut se demander s'il ne s'agit pas d'un stade préprophasique; cependant, des noyaux à chromocentres collectifs « réticulés » peuvent être aussi observés dans des cellules qui ne se divisent manifestement plus.

Les chromosomes, à la fin de la prophase et en métaphase sont courts ($3 \text{ à } 3 \mu 5$) et assez épais (1μ). Ils sont entièrement étendus dans le plan médian.

A la télophase, on observe la présence de nombreux chromocentres granuleux, souvent prolongés par de fins filaments qui constituent l'ébauche du réseau interphasique (pl. VII, fig. 141).

Nous avons compté 16 chromosomes à la métaphase méiotique.

Noyau de *Solanum tuberosum* L.

La structure nucléaire de *Solanum tuberosum* n'a été l'objet d'aucune étude détaillée; signalons simplement que les fines radicelles de Pomme de terre ont servi de matériel d'observation vitale à MARTENS (1924), qui décrit dans ces noyaux un ensemble de granules liés entre eux par de fins tractus.

Nos observations ont porté sur les noyaux de méristèmes radiculaires et de bourgeons obtenus à partir de tubercules germant en milieu humide. Les fixations ont été faites avec les liquides de Helly, Navachine et Benda, suivies de coloration au Feulgen et violet de Gentiane. Les meilleurs résultats nous ont été fournis par le matériel Helly-Feulgen.

A la télophase, les chromosomes ne se trouvent représentés que par des granulations ou de courts bâtonnets, effilés à leurs extrémités ou en forme de virgule (pl. VII, fig. 142, noyaux centraux; 143). Parfois ces chromocentres ont une structure spiralée nettement visible. Ils sont difficiles à dénombrer avec précision, car ils sont situés dans des plans différents et souvent très serrés les uns contre les autres. En général, on en compte une trentaine, mais ils doivent être plus nombreux, et, vraisemblablement, au moins au début de la télophase, en nombre égal au nombre chromosomique ($2n = 48$). A ce stade le suc nucléaire paraît homogène; à part quelques filaments très grêles prolongeant les extrémités des chromocentres.

Pendant l'intercinèse, les chromocentres, d'abord granuleux (fig. 144), deviennent un peu moins bien colorables; ils ont en général des contours moins nets qu'en télophase et tendent à s'allonger. Certaines images observées permettent de penser qu'il s'agit là d'une déspiralisation partielle du filament chromonématique constituant ces formations (pl. VIII, fig. 142, 143, 144). En même temps l'enchylème devient plus nettement structuré; il contient de très fins filaments, un peu plus colorables que le fond nucléaire, formant un réseau.

Ces transformations ne semblent pas se dérouler avec la même vitesse, ni atteindre la même intensité pour tous les chromocentres, car on observe que certains noyaux, ayant déjà une taille relativement grande, ont encore des chromocentres granuleux assez compacts (fig. 144) et un fond nucléaire homogène, tandis que chez d'autres, très jeunes, encore proches de la télophase, les chromocentres sont nettement structurés (fig. 143). Dans un même noyau, le stade de désintégration atteint par chaque chromosome n'est pas le même; en effet, des chromocentres granuleux coexistent avec d'autres où une déspiralisation est visible; on peut penser qu'un certain nombre d'entre eux ont disparu après décoloration ou désintégration complète, car la totalité des agglomérats chromatiques est beaucoup moins élevée que le nombre chromosomique. Après coloration au violet de Gentiane le réseau est moins visible (fig. 151).

Au début de la prophase l'ensemble filamenteux devient plus net (pl. VIII, fig. 148, 149, 142, noyau supérieur); les chromocentres sont bien colorables et leur structure spiralée est nettement discernable; leurs extrémités sont prolongées par de fins filaments, correspondant aux chromonémas des extrémités chromosomiques qui ont subi des transformations catachromasiques plus poussées. Au cours de la prophase, l'ensemble se raccourcit par spiralisation (fig. 150 et 142, noyau inférieur), pour former les chromosomes définitifs. Ces derniers ont une longueur moyenne de 3μ ; leurs extrémités dépassent légèrement de chaque côté du plan équatorial ($2n = 48$).

Noyau d'*Hibiscus syriacus* L.

La structure nucléaire d'*Hibiscus syriacus* est extrêmement voisine de celle de *Solanum tuberosum*; elle s'en distingue toutefois par une atténuation encore plus marquée des chromocentres à l'interphase.

Nos observations ont porté sur des méristèmes radiculaires fixés avec les liquides de Helly, Navachine, Benda et colorés par la réaction de Feulgen, le violet de Gentiane.

Les processus télophasiques, observés dans le matériel Helly-Feulgen, rappellent tout à fait ceux décrits pour *Solanum*: après s'être tassés aux pôles du fuseau, les chromosomes se raccourcissent considérablement, et se décolorent partiellement, laissant subsister des chromocentres dont les extrémités sont prolongées par de minces filaments, faiblement colorés, parfois spiralés, se perdant dans un enchylème dense coloré en rose (pl. VIII, fig. 154). Par la suite, les chromocentres disparaissent progressivement; leur nombre se réduit à cause d'une diminution de leur colorabilité, et aussi, dans certains cas (pl. VIII, fig. 155), par dés spiralisation, sans qu'il soit possible de suivre nettement les transformations subies. Le nucléoplasme apparaît alors épais et structuré. On y distingue un ensemble de filaments très peu colorés, rappelant ceux observés chez la Pomme de terre, mais moins chromatiques (pl. VIII fig. 156-157). Ce réseau est souvent épaissi en un chromocentre assez volumineux dont la structure rappelle celle des chromocentres composés de Bryone, mais qui est beaucoup moins colorable (fig. 156). Notons que la déchromatinisation des chromocentres durant l'interphase ne se manifeste pas avec la même intensité dans tous les noyaux; en tous cas, elle est toujours très poussée chez ceux qui appartiennent aux tissus non méristématiques.

Après fixation au Navachine et coloration au violet de Gentiane, dans la plupart des noyaux interphasiques, le nucléoplasme paraît clair et on n'y distingue aucune structure filamenteuse. En revanche, il semble bien que la proportion de noyaux interphasiques où les chromocentres sont visibles soit plus élevée qu'après réaction nucléale (fig. 158); ces chromocentres sont néanmoins beaucoup plus petits et moins colorés qu'à la télophase; on peut penser qu'après le Feulgen, les chromocentres, qui se sont appauvris en acide thymonucléique, ne se distinguent plus guère du nucléoplasme et du réseau qu'il contient, la chromatocité de ces différents éléments étant très voisine. Après coloration au violet de Gentiane, le réseau étant plus sensible à la régression par l'essence de Girofle que les chromocentres, ceux-ci demeurent seuls colorés et sont alors beaucoup mieux visibles. Cependant, dans certains noyaux, on ne distingue ni réseau ni chromocentres.

Les noyaux intercinétiques, après fixation au Benda et réaction nucléale, ont le même aspect que celui observé dans le matériel Helly-Feulgen, mais la différence de coloration entre les filaments du réseau et le fond nucléaire est très faible, si bien que cette structure est difficilement discernable; on la perçoit cependant quand on observe les portions de noyaux situées au-dessus du nucléole.

Dans les noyaux qui vont entrer en mitose, les contours des filaments observables dans les noyaux interphasiques se précisent; des chromocentres, allongés et bien colorés, sont visibles sur leur parcours (fig. 159). Certaines figures montrent que la plage réticulée, observée dans les noyaux interphasiques, se résout en un ensemble de filaments: il s'agit bien là d'un chromocentre composé (fig. 159 en haut, à gauche). Les chromosomes métaphasiques sont très nombreux ($n = 40 - 42$, MEDWEDEWA, 1936) et très courts ($2 \mu 5$ de long, en moyenne).

Noyau de *Cucumis sativus* L.

Cette espèce n'a pas fait l'objet d'étude caryologique détaillée. Elle est classée par EICHORN et FRANQUET parmi les Cucurbitacées à prochromosomes.

Nos observations ont tout d'abord porté sur des extrémités de racines fixées au Helly, Benda et Navachine, colorées au Feulgen et au violet de Gentiane; en outre, cette espèce nous a servi de matériel pour l'étude des variations possibles de la structure nucléaire à travers les différents tissus, observations qui seront relatées plus loin.

Après fixation au Helly et réaction nucléaire, les noyaux de Concombre, examinés dans les cellules du méristème de la racine, sont d'assez petite taille (6 à 7μ de diamètre), ne contenant le plus souvent qu'un seul nucléole relativement volumineux (3 à 5μ). Dans un enchylème clair, légèrement rosé, où l'on ne distingue aucun réseau, on observe un certain nombre de granulations, fortement colorables, fixées contre la membrane nucléaire, ou placés au voisinage du nucléole. Nous avons dessiné (planche IX) un certain nombre de ces noyaux, pris dans différentes régions du méristème: plérôme (pl. IX, fig. 160, 161, 162) et base du périlème (pl. IX, fig. 163, 164, 165). On voit qu'ils présentent des caractères tout à fait comparables, toutefois, le nucléole est sensiblement plus petit dans les noyaux du périlème que dans ceux du plérôme. La plus grande partie des chromocentres se présente comme des granulations ovoïdes ou sphériques, compactes, et à contours bien délimités; en outre, on observe parfois un ou deux filaments très fins (pl. IX, fig. 165, 166). La taille des chromocentres est variable; certains ont plus d'un micron de longueur, tandis que d'autres sont ponctiformes, de dimension inférieure à $0 \mu 5$; les plus volumineux ne sont pas homogènes mais apparaissent partagés par une mince ligne plus claire (fig. 163-166). Certains se présentent comme deux petites granulations jumelées (fig. 160, 165, 166).

Cucumis sativus possède 14 chromosomes. On compte parfois, durant l'interphase, 14 chromocentres (pl. IX, fig. 163, 164), mais le plus souvent on en trouve un peu plus: 15, 16 ou 17 (fig. 160, 161, 162, 165, 166). On peut donc penser qu'à la plupart des chromosomes correspond un chromocentre, mais que quelques-uns d'entre eux donnent naissance à deux granulations chromatiques, ce qui serait notamment le cas pour les chromosomes-SAT, dont on distingue au

moins une paire à l'anaphase, qui donneraient chacun un euchromocentre comme les autres chromosomes et une petite granulation ponctiforme, correspondant au satellite, ces deux éléments pouvant rester unis par un fin tractus (fig. 167).

L'examen de la prophase permet de voir à quelle région des chromosomes correspondent les chromocentres : on observe ainsi que ce n'est pas toujours la partie médiane du chromosome qui est conservée pendant l'intercinèse, mais fréquemment une des extrémités, qui, du reste, correspond quand même à la zone voisine de la région d'insertion des chromosomes, car il existe des formes en bâtonnet à insertion terminale ou subterminale. Une certaine hétérogénéité se manifeste du reste au début de l'anachromase parmi les chromosomes : on observe en même temps des granulations sphériques, de courts filaments plus ou moins spiralés et assez épais, ou des filaments relativement longs et grêles (fig. 169-170). A la fin de la prophase, les chromosomes se groupent au centre de la cellule autour du nucléole qui commence à perdre son individualité ; à ce stade, ils ne se présentent pas comme des bâtonnets homogènes, mais sont constitués par des filaments relativement épais, étroitement spiralés (fig. 171). Les chromosomes métaphasiques, complètement homogènes, sont plus courts que les filaments observés au début de la prophase ; leur longueur est en moyenne de 3μ , et ils s'étendent entièrement dans le plan équatorial. A l'anaphase, les chromosomes n'ont plus un contour net et semblent constitués par un filament étroitement spiralé. A la télophase on observe seulement un certain nombre de granulations de petite taille, qui doivent correspondre aux régions du chromosome voisines du point d'insertion.

Notons enfin la persistance assez fréquente du nucléole après la prophase, pendant la métaphase et l'anaphase. A la télophase, plusieurs petits nucléoles se forment — trois ou quatre en général — ne tardant pas à fusionner.

Nous avons dit plus haut que le nombre des euchromocentres contenus dans les noyaux interphasiques était voisin de 14, le plus souvent légèrement supérieur à ce chiffre ; il est nécessaire de préciser que cette observation n'est valable qu'en ce qui concerne les noyaux du plérôme ou des régions les plus jeunes du périlème, car on en trouve des nombres très différents dans les noyaux des cellules plus âgées du parenchyme cortical ou de la coiffe.

Noyau de *Ricinus communis* L.

Le noyau de Ricin a fait déjà l'objet de plusieurs études : EICHHORN le décrit comme noyau à prochromosomes (1930), puis le rapproche de celui de *Pinus* (1935) ; pour P. DANGEARD (1934, 1937), c'est un noyau presque homogène avec quelques chromocentres qui présentent des analogies avec les euchromocentres ; d'après DOULAT (1941), il s'agit d'un noyau euchromocentrique, et cet auteur note l'aspect

structuré des plus volumineux euchromocentres, dû à la présence d'un chromonéma spiralé qui devient plus nettement visible à la prophase.

Notre étude, qui, dans l'ensemble, confirme celle de DOULAT en ce qui concerne la prophase et la structure spiralée des chromosomes, a porté plus spécialement sur la structure du noyau durant l'intercinese.

Examinons les noyaux du cylindre central, à l'extrémité de la racine

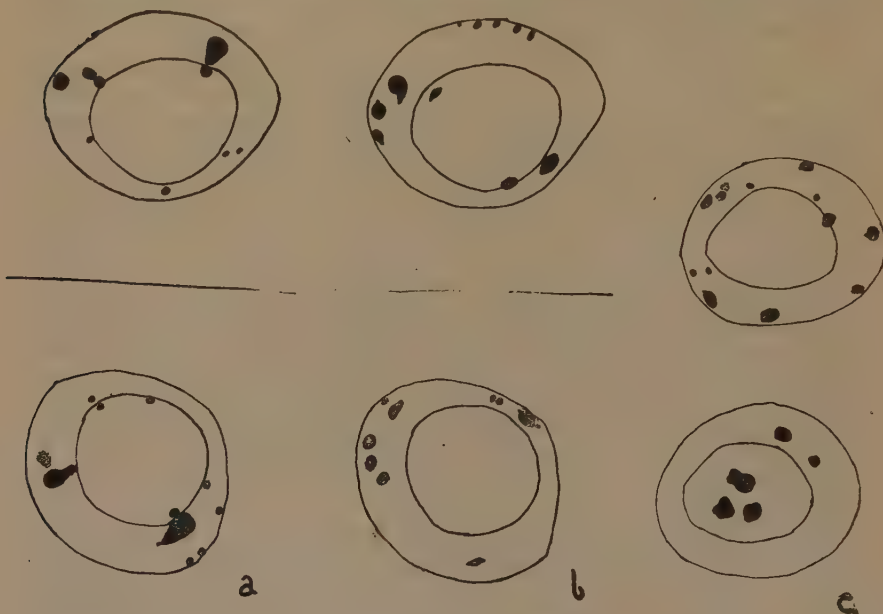


FIG. 3. — *Ricinus communis*.

Noyaux interphasiques (cylindre central); (a) et (b) correspondent à deux noyaux frères vus dans deux plans différents, noter la concordance presque totale existant entre la position et la taille des chromocentres dans chacun d'eux. Dans (c) ont été représentés deux plans différents d'un même noyau du cylindre central (17 chromocentres visibles).

(pl. IX, fig. 172, 173, 174) : leur enchylème légèrement rosé (après fixation au Helly et réaction nucléale), apparaît clair, non structuré; au centre de l'espace nucléaire se trouve un très volumineux nucléole, le plus souvent homogène, qui porte deux ou trois granulations ponctiformes de très petite taille, correspondant vraisemblablement à des satellites. Des euchromocentres, dans l'ensemble beaucoup plus volumineux que les granulations dont il vient d'être question, se trouvent situés contre la membrane nucléaire ou près du nucléole. Les plus gros ne sont pas homogènes : on y distingue généralement une fine ligne plus claire qui les partage en deux.

Le nombre des chromocentres varie de 13 à 17 alors que le nombre chromosomique est $2n = 20$. Parmi eux, on en compte 5-8, parfois

jusqu'à 10, qui sont relativement volumineux (0,8 à 1 μ de longueur), les autres étant beaucoup plus petits et pontiformes. Parmi ces derniers, certains doivent correspondre à des satellites car on observe, à l'anaphase, deux paires de chromosomes-SAT. Dans les jeunes noyaux, sortant de télophase, il n'y a pas de différence de taille entre les divers chromocentres (fig. 175 bis); pendant l'interphase ils acquièrent des caractères variés, augmentant ou diminuant de taille (fig. 3, dans le texte).

Dans les noyaux de l'assise pilifère (pl. IX, fig. 177), on observe fréquemment des chromocentres en anneau, dont la nature nous semble difficile à préciser : s'agit-il de la cavulation d'un chromocentre primitif, ou de deux chromocentres allongés liés par leurs extrémités ? Certaines figures prophasiques (fig. 176) sont en faveur de la deuxième explication.

L'observation du début des processus prophasiques (fig. 175, 176) peut suggérer que les différents chromosomes en voie de formation sont le plus souvent à des stades un peu différents : les uns sont sous forme d'un filament spiralé de façon assez serrée, l'ensemble formant un bâtonnet, qui correspond à peu de chose près au chromosome métaphasique; dans les autres, au contraire, la partie chromocentrique est bien distincte (souvent plus large) et les régions du chromosome qui ont disparu à la télophase, apparaissent encore sous forme de filaments ou de traînées très peu colorées, que l'on distingue souvent très mal de l'enchylème. On peut penser que les chromosomes les premiers formés sont ceux qui étaient représentés par les chromocentres les plus gros pendant l'interphase. En fin de prophase, l'enchylème est devenu incolore et les chromosomes se présentent comme de courts bâtonnets dont la structure spiralée est discernable. Les chromosomes métaphasiques ont 2 μ 5 à 3 μ de longueur.

Noyaux de *Mercurialis annua* L.

Nos observations ont porté sur des méristèmes de tiges fixés avec les liquides de Helly et de Benda, colorés suivant la méthode de Feulgen.

Les noyaux, à enchylème homogène, de petite taille (dépassant rarement 5 μ dans leur plus grande dimension) contiennent, des granulations ovoïdes relativement volumineuses (1 à 1 μ 5) colorées en violet intense. Le suc nucléaire est teinté de rose par réaction nucléaire dans le matériel fixé au Helly, et de brun clair quand le liquide de Benda a été utilisé. Les figures 178, 179, 180, 181 (pl. X), représentent des noyaux dessinés dans deux plans différents. On y compte 10 à 16 chromocentres (alors que $2n = 16$); on remarque aussi que plus les chromocentres sont volumineux, moins leur nombre est élevé.

Les noyaux où les chromocentres sont particulièrement volumineux correspondent à des débuts de prophase (pl. X, fig. 182, 183), leur aspect est moins compact et ils se prolongent dans l'enchylème

par de fins filaments peu colorables. Ultérieurement (fig. 184, 185), il s'individualise au sein des plus larges, deux chromosomes à tête volumineuse, prolongés d'un ou de deux côtés, par des filaments qui vont en s'amincissant et dont l'extrémité paraît parfois double. Le diamètre des chromosomes se régularise par la suite, les extrémités des filaments s'épaississent, sans doute par spiralisation, tandis que la tête ou la région centrale du chromosome s'affine un peu. A la métaphase les chromosomes sont courts ($2\ \mu\ 5$) et relativement épais (presque $1\ \mu$).

Il est difficile de préciser à quelles parties du chromosome correspondent les chromocentres, les noyaux télophasiques étant de très petite taille; cependant, on peut penser que c'est la région proximale des chromosomes qui est conservée, au moins dans la plupart des cas, ainsi que le suggèrent certaines images prophasiques. Il y aurait donc, dans cette espèce, formation de chromocentres collectifs compacts, à partir d'euchromocentres.

ESSAI DE CLASSIFICATION

DES DIFFÉRENTS TYPES NUCLÉAIRES

PRÉCÉDEMMENT DÉCRITS

La répartition de la chromatine (substance chromosomique restée discernable parce que présentant une réaction nucléale positive) dans le noyau intercinétique, dépend, pour chaque type de noyau, des transformations catachromatiques subies par les chromosomes : les éléments morphologiques du noyau en interphase (nucléoles et enchy-lème mis à part) proviennent directement des constituants des chromosomes. Il est donc nécessaire, avant d'essayer de classer les différentes structures nucléaires qui viennent d'être décrites, de préciser les rapports existant entre la structure des chromosomes et celle des noyaux interphasiques.

RAPPORTS

EXISTANT ENTRE LA STRUCTURE DES CHROMOSOMES

ET CELLE DU NOYAU INTERCINÉTIQUE.

Notre travail, qui n'a pas comporté d'étude de la structure des chromosomes, nous a cependant permis d'observer, chez tous les noyaux que nous avons étudiés, de fréquentes images — tant télophasiques que prophasiques — favorables à l'existence d'une structure spiralée du chromosome.

Si les filaments chromonématiques s'observent nettement — avec plus ou moins de facilité suivant la taille des chromosomes des noyaux

étudiés (1) — la matrix « substance de fond » du chromosome est plus difficile à mettre en évidence. Son existence n'est du reste pas admise par tous les auteurs et ses rapports de position avec les filaments chromonématiques ont été décrits de multiples façons. Les filaments chromonématiques sont-ils enroulés autour de la matrix (ZIRKLE, 1928, VEDOVSKY, 1912) ou situés dans une sorte de gouttière dans sa masse (SHARP, 1929 ; TELEZYNSKY, 1930-1) ou encore existe-t-il une gaine de substance matricielle autour de chaque chromonéma (SHINKE, KUWADA, 1932, NEBEL, 1933) ? Il n'entre évidemment pas dans le cadre de ce travail de prendre position sur ces points, et nous noterons que l'existence de la substance matricielle n'est pas toujours nettement visible mais que, cependant, un certain nombre d'observations permettent d'admettre sa présence :

— A la télophase, les filaments chromonématiques se dégagent et deviennent accessibles à l'observation par suite de la disparition (décoloration, dissolution ?) d'une substance qui coexistait avec eux dans les chromosomes métaphasiques. Des phénomènes de même ordre, s'effectuant en sens inverse, ont lieu à la prophase.

— Dans certains noyaux, notamment chez *Datura* et *Bryonia*, où il existe des chromocentres visiblement formés par l'enchevêtrement des filaments chromonématiques, on observe qu'entre ces filaments le fond nucléaire paraît plus coloré que dans les autres régions du noyau. C'est aussi à la présence d'une substance matricielle restée plus colorée que l'on peut attribuer la chromatocité plus prononcée des régions polaires de noyaux du type *Hordeum*. Le fait que les filaments chromonématiques restent eux-mêmes plus chromatiques dans la région polaire, pourrait être en relation avec la conservation partielle de la substance matricielle autour d'eux.

— La soudure des chromocentres de Mercuriale et d'Ortie en formations collectives compactes pourrait être réalisée par la substance matricielle se déposant secondairement autour des chromocentres au début de l'interphase.

Si l'on adopte les vues de HEITZ (1935), de GEITLER (1942) on peut dire que les deux catégories d'éléments, réseau d'une part, chromocentres d'autre part, distingués déjà depuis longtemps dans la morphologie du noyau intercinétique sont liés directement aux constituants du chromosome : 1^o les chromonémas déroulés à la télophase, demeurant chromatiques et s'anastomosant plus ou moins entre eux, constituent le *réseau* ; 2^o les régions des chromosomes où le chromonéma demeure fortement spiralé (et où la substance matricielle est conservée) constituent les *chromocentres*. Cette dernière définition s'applique mal, en réalité, à la complexité des formes de ce que l'on désigne habituellement sous le mot « chromocentre », employé en général, comme nous l'avons fait du reste, pour désigner tout agglomérat de substance,

(1) Cette structure est bien visible, même dans les chromosomes de petite taille des noyaux euchromocentriques (Courge, Radis) par coloration au lacmoïde acétique.

fortement colorable, tranchant nettement sur le reste du contenu nucléaire, que ce soit réseau ou enchylème non structuré. La « notion » de chromocentre sera discutée dans les considérations générales, en même temps que le problème de la distinction morphologique de l'hétérochromatine et de l'euchromatine dans le noyau quiescent, mais notons dès à présent que pour rendre compte des diversités de formes et d'origine des chromocentres, nous serons obligés d'employer différents termes et qualificatifs dont le sens sera précisé plus loin.

CLASSIFICATION DES DIFFÉRENTES STRUCTURES NUCLÉAIRES

En considérant un certain nombre de structures nucléaires décrites précédemment, nous établirons d'abord les grandes lignes de leur classification ; ensuite, nous rattacherons à ces grands types les noyaux des espèces non encore considérées, puis enfin, dans une conclusion, nous mettrons en évidence les rapports que peuvent avoir ces différentes structures entre elles.

Grandes lignes de la classification

Si nous considérons les noyaux des espèces suivantes : *Triticum vulgare*, *Allium Cepa*, *Zea Mays*, *Pisum sativum*, *Solanum tuberosum*, *Urtica pilulifera*, *Elodea canadensis*, *Hibiscus syriacus*, *Veratrum album*, *Ricinus communis*, *Cucumis sativus*, *Mercurialis annua*, nous passons de noyaux où le réticulum est dense et très chromatique (Blé, Oignon), à des noyaux totalement dépourvus de réseau (Ricin, Concombre). En même temps que le réseau devient moins abondant, l'importance relative des chromocentres croît, puisque, dans les dernières espèces, ces éléments constituent les seules formations chromatiques du noyau interphasique. En nous basant sur la densité plus ou moins grande du réseau, nous pourrions définir les quatre catégories suivantes, dont nous préciserons ensuite les caractères :

- 1° Noyaux euréticulés : types *Triticum vulgare* et *Allium Cepa*.
- 2° Noyaux réticulés : types *Pisum sativum*, *Zea Mays*.
- 3° Noyaux semi-réticulés : types *Solanum tuberosum*, *Hibiscus syriacus*, *Urtica pilulifera*, *Veratrum album*, *Elodea canadensis*.
- 4° Noyaux aréticulés : types *Ricinus communis*, *Cucumis sativus*, *Mercurialis annua*.

1° Noyaux euréticulés — De tous les noyaux que nous avons étudiés ci-dessus, ceux d'Oignon et de Blé sont ceux qui possèdent le réseau le plus dense et le plus intensément coloré. Par « réseau » précisons que nous entendons l'ensemble des chromonémas déspiralisés dégagés des chromosomes à la télophase : il s'agit donc, à notre avis, d'une

structure filamenteuse, plutôt que d'une structure réticulée. Bien souvent, les filaments observés sur une petite épaisseur nous ont semblé entièrement libres et non anastomosés avec leurs voisins. En tout cas, nous considérons que les anastomoses que l'on peut parfois observer — en admettant qu'elles aient une existence réelle et ne soient pas dues à l'action des fixateurs — ne sont que des formations « secondaires », c'est-à-dire, en quelque sorte, surajoutées à une structure chromonématique fondamentale. Cependant, nous continuerons à désigner cette structure par les mots « réseau » ou « réticulum », qui sont simples et consacrés par l'usage.

Le réseau, chez *Allium* et *Triticum*, emplit tout l'espace nucléaire d'une façon qui, à première vue, paraît homogène; toutefois, un examen attentif montre que les régions proximales des chromosomes ne doivent pas subir une désintégration aussi totale que les extrémités, car, dans les noyaux télophasiques, la région polaire est un peu plus intensément colorée que l'ensemble du noyau, comme si, dans la partie proximale des chromocentres, la substance matricielle se trouvait partiellement conservée. Chez *Allium Cepa*, on distingue en outre quelques chromocentres granuleux distaux correspondant à des régions où le chromonéma ne s'est pas déroulé.

La forte densité du réseau, chez le Blé et l'Oignon, est due à l'abondance, ou, mieux, à la grande longueur des chromonémas qui proviennent de chromosomes très allongés et relativement épais. La longueur des chromosomes (10 à 12 μ) ne leur permet pas, lors de la métaphase, de s'étendre entièrement dans le plan équatorial, aussi leurs extrémités dépassent-elles largement de chaque côté et emplissent tout l'espace fusorial.

En résumé, dans cette catégorie « noyaux euréticulés », nous rangerons tous ceux dans lesquels, à la télophase, les chromosomes très allongés donnent naissance à des chromonémas restant très fortement colorables, et dont l'ensemble forme un « réseau » dense et très chromatique, remplissant, de façon homogène, tout le volume nucléaire. Il peut exister en outre quelques chromocentres granuleux.

2° Noyaux réticulés — Les noyaux de *Pisum sativum* et de *Zea Mays* offrent des caractères semblables à ceux décrits dans les noyaux d'Oignon et de Blé, desquels ils ne diffèrent que par une densité moins grande du réseau, ce qui est en rapport avec la taille plus réduite des chromosomes. Les chromonémas déroulés, restant bien colorables, emplissent entièrement l'espace nucléaire. Dans le noyau du Pois, les transformations catachromasiques atteignent au même degré tous les chromosomes, tandis que dans celui du Maïs on observe la présence de quelques chromocentres en nombre inférieur à celui des chromosomes. Ces derniers quoique plus petits (3 μ 5 à 4 μ 5) que ceux d'espèces à noyaux euréticulés, ne peuvent pas s'étendre complètement dans le plan équatorial, et leurs extrémités dépassent de chaque côté.

3° Noyaux semi-réticulés — Dans *Urtica pilulifera*, *Solanum tuberosum*, *Veratrum album*, *Elodea canadensis*, *Hibiscus syriacus*, les noyaux

apparaissent, à première vue, après réaction nucléale, beaucoup moins colorés que ceux des espèces précédemment décrites ; les chromocentres, qui, dans les deux premières catégories, se distinguaient mal, à cause de la chromaticité élevée de l'ensemble, sont ici bien visibles. Durant la catachromase, les chromosomes restent conservés, à la fois sous forme de chromonémas déspiralisés, partiellement décolorés, formant un réseau peu chromatique, et de granulations compactes, les chromocentres.

Cette catégorie groupe des noyaux dont la structure est assez variable, le réseau étant plus ou moins coloré et les chromocentres d'importance plus ou moins grande. Des variations peuvent être constatées à ce sujet dans les méristèmes d'une même plante (*Elodea*, *Veratrum*).

La réalité des structures observées pendant l'intercinèse est confirmée par l'examen des processus prophasiques ; à ce moment les filaments du léger réticulum deviennent plus nets et c'est à partir d'eux, par déspriralisation, que se forment les chromosomes. Du reste, nous avons vu, dans le chapitre consacré aux expérimentations, que le fin réseau d'*Elodea* était discernable après réaction nucléale, même après l'utilisation du liquide de Regaud qui a tendance à homogénéiser les noyaux.

Dans les noyaux de ce type, les chromosomes sont plus petits ($2 \mu 5$ à $3 \mu 5$) que chez les noyaux réticulés. En métaphase leurs branches ne dépassent que très peu de chaque côté du plan équatorial. Il est difficile à cause de la taille réduite des chromosomes de dire si la division des chromonémas est réalisée dès la télophase ; certaines images permettent néanmoins de le penser.

4° Noyaux aréticulés. — Ces noyaux sont caractérisés par l'absence de réseau d'origine chromonématique, la chromatine n'y étant représentée, durant l'interphase, que par des chromocentres granuleux, désignés habituellement, d'après la définition de Grégoire, sous le terme d'« euchromocentres ».

Les euchromocentres qui, comme nous l'avons vu, correspondent, dans la majorité des cas, à la région d'insertion, sont les seules parties des chromosomes qui soient conservées durant l'interphase ; dans les autres régions, chromonémas et matrix disparaissent complètement. Chez *Cucumis sativus*, les 14 chromocentres qui sont demeurés à la télophase, sont généralement conservés dans le noyau quiescent ; chez *Ricinus communis*, au contraire, un certain nombre d'entre eux se déchromatinisent pendant l'interphase et cessent d'être observables.

Puisque, durant l'interphase, dans des conditions normales, aucun ensemble de filaments chromonématiques formant un réseau, même, très faiblement coloré, n'est visible, nous qualifierons ces noyaux d'« aréticulés ».

La superposition possible d'une figure de coagulation de l'enchylième au réseau formé par l'enchevêtrement des chromonémas déroulés

rend, parfois, difficile la distinction entre noyaux aréticulés et semi-réticulés. Les caractères suivants aideront à cette discrimination :

— la présence, au début de la prophase, de longs filaments grêles, lâchement spiralés, et la disparition des chromocentres télophasiques par despiralisation tardive pendant l'interphase, aboutissant à la formation d'agglomérats de chromatine de forme irrégulière, ou disparaissant complètement par « réticularisation », sont caractéristiques des noyaux semi-réticulés ;

— des chromocentres restant ganuleux, compacts, bien qu'une structure chromonématique puisse y être discernable (euchromocentres hétéromorphes de DE LITARDIÈRE) est un caractère de noyaux aréticulés.

Les chromosomes sont en moyenne un peu plus courts que dans les noyaux du type précédent (2,5 à 3 μ) et s'étendent entièrement dans le plan équatorial à la métaphase.

Classification des structures nucléaires non encore considérées

Noyaux d'*Hordeum vulgare* L., *Bryonia dioica* Bieb., *Datura stramonium* L. — Dans la discussion précédente, nous avons volontairement laissé de côté ces trois espèces — ainsi que quelques autres dont il sera question plus loin — dont les structures nucléaires, qui présentent des caractères spéciaux, demandent à être examinées de façon particulière.

Dans le noyau d'Orge, le réseau chromatinien, fortement coloré, au lieu d'emplir tout l'espace nucléaire de façon homogène, comme chez *Pisum* ou *Allium*, se trouve relégué dans la région proximale du noyau : de là, le terme de « noyau en calotte », sous lequel on désigne habituellement une telle structure. Ce réseau, bien coloré, se continue par des filaments beaucoup moins chromatiques qui occupent le reste de l'espace nucléaire. Dans ces noyaux, la désintégration catachromasique est plus intense dans les extrémités des chromosomes que dans leur région proximale. Dans la zone correspondant à la constriction primaire, les chromonémas se déroulent, mais restent très fortement colorables, et la matrix est partiellement conservée ; dans les extrémités chromosomiques, le déroulement du chromonéma est plus poussé et accompagné d'une forte décoloration, d'autant plus intense que l'on s'éloigne davantage de la partie médiane ; en même temps, la matrix disparaît complètement.

Dans les noyaux de Bryone ou de *Datura*, les processus catachromasiques se déroulent suivant un plan comparable, mais il n'y a pas formation d'une calotte nucléaire ; lors de la télophase, les chromosomes se répartissent au hasard dans tout le noyau. Les chromonémas des régions proximales plus ou moins dégagés de la matrix, partiellement despiralisés et restant bien chromatiques, s'unissent par deux ou trois pour participer à la formation d'agglomérats for-

tement colorés, dont la structure réticulo-filamenteuse est souvent visible. Dans certains cas, cependant, chez *Bryonia dioica*, ces agglomérats chromatiques, assez volumineux, sont plus compacts; on peut penser que la structure habituelle est masquée par un dépôt secondaire de substance chromatique, correspondant peut-être à de la substance matricielle restée fortement colorable et s'accumulant en certains points.

Dans l'ensemble, on peut considérer ces agglomérats de chromatine comme assimilables à des portions de réseau, et les désigner, en même temps que sous le terme de chromocentres collectifs, qui rappelle leur origine, sous le nom de « chromocentres réticulés » ou de « réseau chromocentrique » (suivant le terme de P. DANGEARD) qui rappelle leur structure.

Examinons maintenant où se placeront ces types nucléaires dans la classification précédemment définie. Le noyau d'Orge, par la taille de ses chromosomes et la densité du réseau qui forme la calotte chromatique se rapproche des noyaux d'*Allium* ou de *Triticum*. Cependant, il nous paraît difficile de le classer parmi les noyaux « euréticulés » puisque le réticulum n'occupe pas entièrement l'espace nucléaire; nous le classerons plutôt parmi les noyaux réticulés, desquels il se rapproche par son degré « général » de chromaticité. Dans les noyaux de Bryone et de *Datura*, les agglomérats chromatiques, que l'on peut qualifier de chromocentres réticulés composés, n'occupent qu'une place relativement réduite dans les noyaux, si bien que, dans l'ensemble, ceux-ci sont moins chromatiques que les noyaux d'Orge. Nous rangerons ces deux espèces dans la catégorie des « noyaux semi-réticulés », car leur structure nucléaire présente des analogies certaines avec celle de la Pomme de terre; en effet, si l'on supposait que les chromocentres en voie de désérialisation de la Pomme de terre se groupent par deux ou trois, on aurait formation de chromocentres composés réticulés semblables à ceux de Bryone ou de *Datura*.

Noyaux de *Pinus pinaster* et de *Psilotum triquetrum*. — Les noyaux de Pin et de *Psilotum* s'écartent de tous les types dont il a été question précédemment par le nombre élevé de leurs chromocentres, qui est beaucoup plus grand que celui des chromosomes, alors que dans les espèces envisagées jusqu'à présent il était toujours plus petit ou égal à 2 n.

Par leur forte chromaticité et la taille de leurs chromosomes, les noyaux de ces deux espèces se rapprochent de ceux d'Oignon et de Blé, mais, à la télophase, les filaments chromonématiques, au lieu de se dérouler en leur presque totalité, restent, en de nombreux points, fortement spiralés, formant alors, avec la substance matricielle qui demeure aussi conservée à ces niveaux, des chromocentres granuleux. Les portions des chromonémas qui sont situées entre les chromocentres ainsi formés subissent, après déroulement, une forte décoloration et ne subsistent plus que sous forme de prolongements filamenteux, plus ou moins colorés, aux extrémités des chromocentres. Ces

prolongements sont du reste plus ou moins nets suivant les noyaux, et apparaissent beaucoup plus clairement dans les noyaux de *Pinus* que dans ceux de *Psilotum*.

Dans cette dernière espèce, où les processus catachromasiques sont extrêmement simples, il n'existe pas de chromonémas, complètement dégagés de la substance matricielle, et l'espace nucléaire, pendant l'interphase, est rempli de granulations compactes de chromatine, aucun « réseau » n'étant visible. Nous plaçons donc cette organisation dans la catégorie des noyaux aréiculés, en notant toutefois qu'elle s'éloigne complètement des noyaux euchromocentriques par un nombre très élevé des chromocentres.

CONCLUSIONS

La classification des structures nucléaires que nous avons proposée n'a pour but que de nous permettre de définir rapidement une structure observée. Son caractère artificiel ne nous échappe pas, aussi chaque organisation définie ne devra pas être considérée comme quelque chose d'immuable, mais plutôt comme un type moyen autour duquel toutes sortes de variations sont possibles.

Plutôt que de séparer, un peu arbitrairement, les structures étudiées, il est plus intéressant de voir comment l'on passe de l'une à l'autre, et c'est ce que nous avons schématisé dans la planche XII. Insistons tout d'abord sur le fait que les relations indiquées sont purement morphologiques et non phylogénétiques.

Des noyaux euréiculés, porteurs ou non de chromocentres (Oignon et Blé), on passe, par diminution de la densité du réseau, aux noyaux réticulés, représentés par le Maïs et le Pois. Du noyau de Pois, dérivent les noyaux semi-réticulés sans chromocentres (*Hibiscus*). Du noyau de Maïs, par atténuation du réseau, on passe aux noyaux semi-réticulés, à chromocentres relativement compacts, comme ceux de Pomme de terre. A partir de ce type, par suppression du réseau, on réalise les noyaux aréiculés à euchromocentres (*Ricinus* ou *Cucumis*).

D'autre part, le noyau de *Psilotum* est lié à celui d'*Allium* (ou de Blé) par sa forte chromatocité et par ses chromosomes longs, mais il s'en écarte parce que les éléments filamenteux chromonématiques déroulés et débarrassés de la substance matricielle sont inexistants pendant l'interphase. Dans l'ensemble *Allium*, *Pinus*, *Psilotum*, la chromatocité demeure entière, mais le nombre des chromocentres augmente de façon considérable tandis qu'inversement le « réseau » diminue.

Afin de pouvoir, dans le chapitre consacré à la répartition des différents types nucléaires à l'intérieur des groupes systématiques, mettre en évidence, de façon claire, la fréquence de chaque type d'organisation, il est intéressant d'établir une sorte de graphique portant, en abscisses, l'importance du réseau et, en ordonnées, le nombre des chromocentres. La position des types structuraux pris comme exemple

dans la planche XII sera représentée sur ce graphique par des cercles portant différents chiffres romains (fig. 4).

- I Noyau euréticulé avec quelques chromocentres (type *Allium Cepa*).
- I₁ Noyau euréticulé sans chromocentres (type *Triticum vulgare*).
- I₂ Noyaux aréticulés avec chromocentres en très grand nombre (type *Psilotum triquetrum*).

II Noyau réticulé avec quelques chromocentres (type *Zea Mays*).

II₁ Noyau réticulé sans chromocentres (type *Pisum sativum*) et noyaux réticulés en calotte (type *Hordeum vulgare*).

III Noyau semi-réticulé avec chromocentres (type *Solanum uberosum*).

III₁ Noyau semi-réticulé sans chromocentres (type *Hibiscus syriacus*).

IV Noyaux aréticulés à euchromocentres sensiblement en même nombre que les chromosomes (type *Cucumis sativus*).

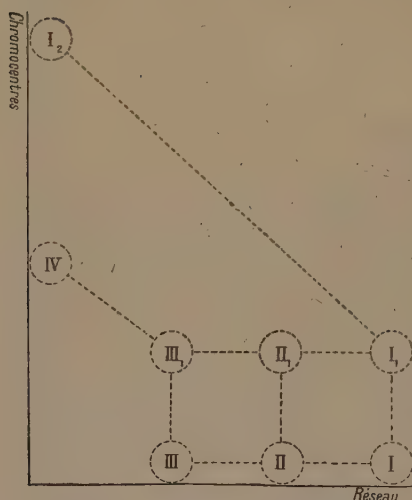


FIG. 4. — Diagramme nucléaires.

réseau et de ses chromocentres. Pratiquement, quelques difficultés pourront être rencontrées : ainsi, nous devons considérer les noyaux à calotte comme des noyaux réticulés mettant *Hordeum* à la place de *Pisum*.

Dans le cas d'espèces où la structure nucléaire manifeste un certain polymorphisme (par exemple chez *Elodea canadensis* et chez *Veratrum album*) c'est l'aspect le plus fréquemment rencontré dans la zone méristématique qui sera représenté. La position choisie devra autant que possible rendre compte des tendances morphologiques manifestées par la structure.

Nous nous efforcerons donc de représenter les structures nucléaires des espèces considérées par les points qui rendent le mieux compte de leur organisation. Cependant, on comprendra facilement que ce graphique ne peut avoir une valeur mathématique rigoureuse, et qu'il n'a pas d'autre but que de permettre une représentation schématique, et pour ainsi dire « visuelle », de la répartition des différents types de structure nucléaire dans les groupes systématiques.

LE TYPE NUCLÉAIRE VARIE-T-IL DANS LES DIFFÉRENTS TISSUS ?

Dans le précédent chapitre, après des observations portant uniquement sur des méristèmes, nous avons défini plusieurs types de structure nucléaire. La question se pose maintenant de savoir, si, dans les différents tissus d'une même plante, les noyaux présentent des caractères constants.

Les observations déjà faites sur ce sujet sont assez rares. La diminution du nombre des euchromocentres dans les noyaux définitivement au repos a déjà été plusieurs fois signalée (P. DANGEARD, 1937; M^{me} DOUTRELIGNE, 1939; DOULAT, 1943); d'autre part, HOCQUETTE (1938) et GUILLIERMOND (1943) signalent la multiplication du nombre des prochromosomes en même temps que l'augmentation du volume nucléaire dans les parenchymes de Courge; des observations du même ordre ont été faites par M^{lle} JOUVENEL-MARCILLAC (1939) chez le Radis, qui a en outre compté un nombre d'euchromocentres égal au nombre haploïde des chromosomes dans le noyau reproducteur. DOULAT (1943) a compté des euchromocentres en nombre supérieur au nombre chromosomique chez la Capucine.

Des variations portant sur une plus ou moins grande densité du réseau ont été décrites par certains auteurs. P. DANGEARD (1941), après des colorations au carmin acétique et à l'hématoxyline, signale la présence de noyaux homogènes dans les cellules de l'axe du bourgeon, de la coiffe et des poils radiculaires d'*Elodea canadensis*, les autres noyaux étant légèrement granuleux. MALVESIN-FABRE (1945), après avoir étudié les Aracées, note des variations dans la répartition de la chromatine dans les divers tissus. Enfin, FAVARGER (1946) signale chez quelques Caryophyllacées des densités un peu différentes du réseau dans les différentes parties de la racine.

Notons encore que la présence de noyaux de grande taille, dans différents tissus (parenchyme, poils sécréteurs, assise nourricière du pollen), a été signalée par plusieurs auteurs (SCHWARZ, 1933; YAMPOLSKY, 1937; GEITLER, 1938, 1940; GRAFL, 1939). Enfin, la faible chromatocité des noyaux reproducteurs femelles est bien connue; les noyaux des anthérozoïdes étant, au contraire, fortement colorables (voir TISCHLER, 1934).

Au cours de notre étude, nous avons eu l'occasion d'observer des matériels divers et nous avons pu constater que des variations de faible amplitude pouvaient se manifester dans l'organisation du noyau; nous en exposerons les modalités en envisageant successivement les différents types nucléaires distingués précédemment.

NOYAUX ARÉTICULÉS A EUCHROMOCENTRES

Nous examinerons tout d'abord les variations du nombre des euchromocentres dans les différents tissus du sporophyte, puis dans le gamétophyte.

Noyaux du sporophyte

Les variations du nombre des euchromocentres ont été étudiés systématiquement dans les différents tissus de *Cucumis sativus*, cette espèce qui compte seulement 14 chromosomes, où les euchromocentres sont tous conservés pendant l'intercinèse, étant un matériel pratique pour ces investigations. Des observations sur des espèces variées ont été en outre faites lors de notre étude dans le cadre de la Systématique.

Noyaux de *Cucumis sativus*

Dans la racine, on constate une augmentation du nombre des euchromocentres dans les noyaux de la coiffe et du périlème. Les cellules de la coiffe, lorsqu'elles viennent de se former, ne possèdent que le nombre habituel d'euchromocentres (pl. X, fig. 186), mais à mesure que ces cellules sont rejetées vers l'extérieur, on en compte de 20 à 40 (pl. X, fig. 187 et 188); en même temps l'enchylème donne une réaction nucléaire un peu plus intense et le nucléole diminue de taille (pl. X, fig. 189, cellule en voie d'exfoliation). Dans le périlème, les noyaux où l'on compte 20 à 28 euchromocentres (pl. X, fig. 190), sont très fréquents; des plaques équatoriales à 28 chromosomes sont visibles (1).

Dans les cellules âgées du parenchyme cortical (zone de différenciation des radicelles) ou dans la moelle, on observe souvent l'existence de noyaux géants (pl. X, fig. 191, 193, 194; dans le texte, fig. 5, j, k), à côté d'autres ayant conservé une taille normale (pl. X, fig. 192); les chromocentres y sont nombreux (souvent une quarantaine), de taille et de forme variables, parfois déspiralisés (fig. 194); de minces filaments très chromatiques y sont visibles. Notons aussi que dans les noyaux de tissus différenciés, l'enchylème paraît généralement moins homogène que dans les noyaux des tissus méristématiques, sans toutefois qu'une structure soit nettement discernable. Nous pensons que dans ce cas les colloïdes nucléaires ont dû atteindre un état un peu différent de ceux des noyaux jeunes et sont plus sensibles à l'action des fixateurs.

Des observations analogues peuvent être faites dans les parenchymes de l'axe hypocotylé et dans la tige; des noyaux géants (fig. 5, h) voisinent avec des noyaux normaux. Parfois, très rarement, nous avons

(1) Déjà signalé par KOZHUCHOW (1925).

observé des images de fusion nucléaire (pl. X, g. 195). Dans l'épiderme, les noyaux n'ont que 14 euchromocentres (fig. 5, g).

Dans les vaisseaux en formation, le nombre des chromocentres

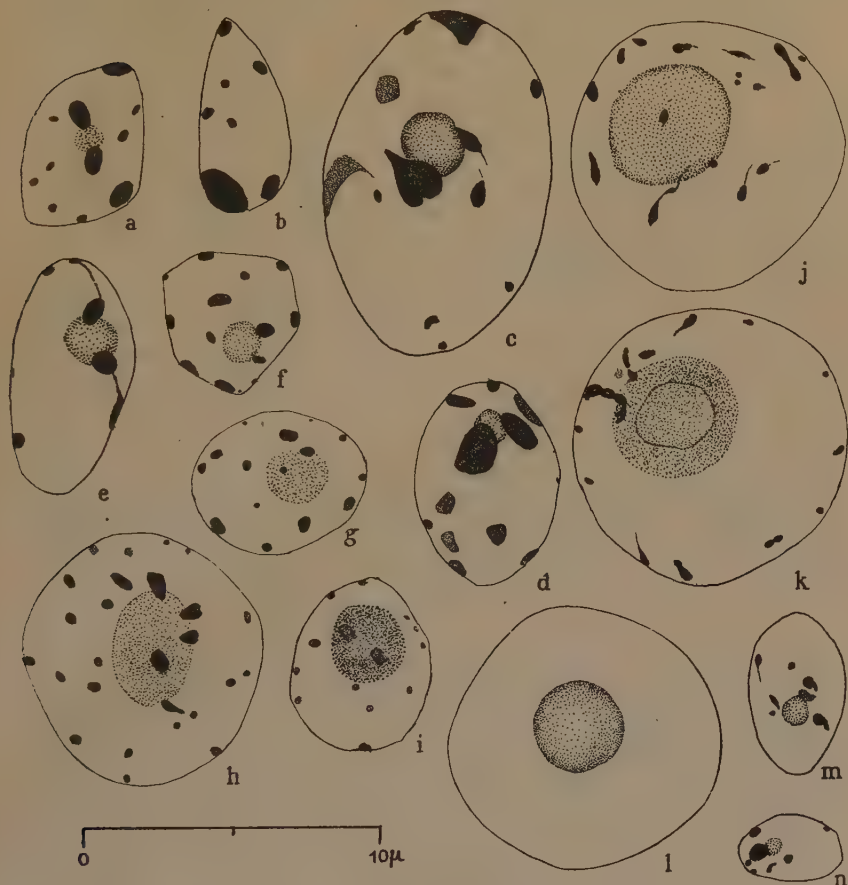


FIG. 5. — *Cucumis sativus*

(a) et (b), noyaux de l'assise mécanique ; (c), noyau d'une cellule de poil sécréteur allongé ; (d), noyau d'une cellule de poil sécréteur à tête ronde ; (e), noyau du parenchyme palissadique de la feuille ; (f), noyau du collenchyme de la feuille ; (g), épiderme de l'axe hypocotylé ; (h), noyau du parenchyme cortical de l'axe hypocotylé ; (i), noyau du périanthe ; (j) et (k), vues en deux plans différents d'un noyau du parenchyme cortical de la racine ; (l), noyau végétatif du grain de pollen ; (m) et (n), noyaux reproducteurs.

se multiplie (pl. X, fig. 198), en même temps que le volume nucléaire s'accroît ; des observations analogues peuvent être faites dans les tubes criblés où les noyaux ont souvent un enchylème coloré plus intensément en rose (pl. II, fig. 25) que ceux du parenchyme libérien (fig. 24). Des noyaux en voie de dégénérescence y ont été observés ;

le suc nucléaire est plus coloré et les chromocentres ont des contours moins nets : il semble qu'à partir de ces organites l'acide nucléique diffuse dans l'enchylème (pl. II, fig. 26).

Les tissus de l'ovaire — et aussi l'ovaire rudimentaire de la fleur mâle — montrent à côté de noyaux à 14 euchromocentres d'autres en contenant 20 à 28 (pl. X, fig. 196 et 197). Dans les cellules voisines du sac embryonnaire, destinées à disparaître lors de la croissance de ce dernier et de la formation de la graine, les noyaux ont des chromocentres plus volumineux (pl. X, fig. 199). Les noyaux de l'assise mécanique de l'étamine ont de gros chromocentres, en nombre réduit ; le nucléole, le plus souvent, n'y est pas discernable (fig. 5, a et b). Dans l'assise nourricière, les noyaux sont plus volumineux que dans les autres tissus, sans atteindre toutefois des tailles considérables ; ils ont environ 28 euchromocentres.

Les noyaux des poils sécréteurs de l'étamine augmentent de taille à mesure que la fleur grandit. Les chromocentres peuvent y devenir très volumineux, et parfois ressemblent à de gigantesques chromosomes ; certains se présentent comme des rubans enroulés en spirale (pl. II, fig. 27). L'enchylème, dont la réaction nucléaire est plus intense que chez les noyaux des tissus voisins, est vaguement structuré. Dans les fleurs âgées (sacs polliniques proches de la déhiscence) des phénomènes de dégénérescence se manifestent : les nucléoles ne sont plus discernables et l'espace nucléaire, davantage coloré, contient de grosses gouttes de chromatine ; parfois ces amas chromatiniens ressemblent à d'énormes chromosomes satellitifères (pl. II, fig. 28).

Les organes aériens du Concombre sont couverts de poils allongés en pointe, ou à tête ronde constitués alors par un massif cellulaire sphérique porté par un pédicelle. Dans le premier cas, certaines cellules sécrétaires atteignent une grande taille et contiennent des noyaux géants, où les chromocentres peuvent être en nombre normal (fig. 5, c) ou beaucoup plus élevé. Dans les poils à tête ronde les cellules restent petites et il n'y a pas multiplication du nombre des euchromocentres (fig. 5, d).

Enfin, nous avons observé les noyaux des graines de *Cucumis sativus*, longtemps après leur maturité. Les noyaux y ont généralement une forme amiboïde ; l'enchylème y paraît dense, coloré en rose plus intensément que dans les noyaux normaux ; les euchromocentres sont très petits, violet pâle, se détachant mal du fond (pl. II, fig. 29) ; 28 euchromocentres sont visibles dans certains noyaux de périlème de la racine. Après hydratation les noyaux reprennent leur aspect habituel (pl. II, fig. 30 et 31).

Observations réalisées sur d'autres espèces

La multiplication du nombre des euchromocentres ne suit pas les mêmes modalités dans toutes les espèces. Chez le Ricin, par exemple, on ne l'observe ni dans la coiffe, ni dans le périlème, et, s'il existe dans les parenchymes âgés de la tige ou de la racine, quelques volumi-

neux noyaux où les chromocentres sont plus nombreux et plus gros, ils sont relativement rares.

L'augmentation du nombre ou de la taille des euchromocentres paraît cependant générale dans les assises nourricières de l'étamine (Ancolie, Ricin, Cucurbitacées) et dans les poils sécréteurs (Cucurbitacées, fig. 6, dans le texte, noyaux des poils sécréteurs de Courge).



FIG. 6. — *Cucurbita Pepo*.

Noyaux des poils sécréteurs de la tige ; remarquer en (b) la forme des chromocentres qui sont tout à fait semblables à des chromosomes, et leur division. Cette figure ne peut pas cependant être interprétée comme une fin de prophase car, même à ce stade, la division des chromosomes dans la mitose n'est pas aussi visible ; de plus certains chromocentres ne paraissent pas affectés par ces transformations.

Enfin, à côté de plantes où les euchromocentres restent toujours visibles au moins en grande partie, dans les noyaux des tissus âgés (*Cucurbita*, *Ricinus*, *Cucumis*) il en existe d'autres chez lesquelles tous les euchromocentres cessent, à part un ou deux, d'être discernables dans les noyaux au repos des tissus âgés (*Maranta* par exemple, *Oxalis* d'après P. DANGEARD et DOULAT). Nous l'avons constaté chez les Apétales et les Ranales ligneuses et chez les Labiées et Scrophulariacées à noyaux euchromocentriques.

Noyaux du gamétophyte.

Chez toutes les espèces que nous avons observées à ce point de vue (*Ricin*, *Ancolie*, *Concombre*, *Ecballium*), il existe toujours une différence notable entre la taille et la chromatocité du noyau végétatif et celles du noyau reproducteur. Le premier paraît le plus souvent complètement achromatique et pourvu d'un nucléole volumineux (fig. 5, l), tandis que le second est beaucoup plus petit et contient des granulations, colorables en violet par la réaction de Feulgen, dont le nombre est égal ou un peu inférieur au nombre haploïde de l'espèce (fig. 5, m et n, chez *Cucumis sativus*).

Nous avons étudié la structure des noyaux reproducteurs chez *Ecbalium elaterium* ($2n = 24$) qui nous a fourni un matériel plus favorable pour ces observations que *Cucumis sativus*. La figure 32, p. II, représente le noyau de l'anthérozoïde au moment où il pénètre dans le sac embryonnaire. On y distingue de petites granulations (9-10), peu allongées ou filamenteuses, colorées en violet par réaction nucléale; l'enchylème est rosé, assez dense. Les noyaux du sac embryonnaire sont dans l'ensemble peu chromatiques. La figure 33, pl. II, représente l'oosphère; on y distingue 10 à 12 euchromocentres de petite taille. Les synergides possèdent une organisation analogue. Les noyaux antipodiaux (pl. II, fig. 34) ont des chromocentres plus volumineux en nombre inférieur au nombre haploïde des chromosomes. Enfin les noyaux du sac (fig. 35) sont volumineux; ils contiennent après leur fusion environ 24 euchromocentres; le nucléole y est peu colorable, sauf à la périphérie.

NOYAUX SEMI-RÉTICULÉS

Les noyaux semi-réticulés offrent dans l'ensemble un aspect beaucoup plus polymorphe que les noyaux aréticulés à euchromocentres : dans les tissus méristématiques d'une même plante les rapports entre le réseau et les chromocentres sont susceptibles de variation (chez *Elodea* par exemple). Dans les noyaux à chromocentres collectifs réticulés (*Bryonia*, *Datura*) le nombre de fragments chromosomiques qui s'unissent à la télophase, ou au début de l'interphase, n'est pas constant, ce qui donne à ces formations des aspects variés; d'autre part, la structure chromonématique est plus ou moins visible, pouvant être empâtée par une conservation plus ou moins grande de la substance matricielle à ce niveau : la figure 89, pl. V, représente deux noyaux de cellules contigües du périlème de Bryone qui peuvent donner un exemple de ces variations.

Nous n'avons pas fait d'étude complète des structures nucléaires dans les différents tissus d'une même espèce. Nos observations ont porté plus spécialement sur les espèces prises comme type dans le chapitre précédent (*Elodea canadensis*, *Solanum tuberosum*, *Bryonia dioica*, *Datura stramonium*, *Veratrum album*).

Nous examinerons tout d'abord le cas des noyaux quiescents des tissus somatiques, puis ceux du gamétophyte.

Noyau du sporophyte

Dans la plupart des cellules, le noyau quiescent garde ses caractères et on y reconnaît les caractères caryologiques de l'espèce. Par exemple, les figures 112 à 118 (pl. VI et VII) représentent des noyaux d'*Urtica pilulifera*, appartenant successivement à la coiffe (pl. VI, fig. 116), au parenchyme cortical de la racine (fig. 114), aux tissus palissadiques de la feuille (fig. 115), au parenchyme de l'axe hypoco-

tylé (fig. 121). On trouve partout la même organisation : gros chromocentres, léger réseau ; comme variation on peut noter que les chromocentres sont plus volumineux dans les noyaux du parenchyme cortical et de la coiffe que dans ceux du plérome (fig. 112, 113) ou du méristème de la tige (fig. 118). On reconnaît les caractères caryologiques habituels de *Datura stramonium* dans la figure 111 (pl. VI) qui représente un noyau du parenchyme de la tige âgée. Dans les noyaux de la coiffe de cette espèce comme dans ceux de *Bryonia dioica* (fig. 92 et 93, pl. V), on observe de petits nucléoles et de grands amas chromatiques, assez compacts.

Nous avons constaté une conservation générale du type nucléaire dans les différents tissus parenchymateux ou épidermiques différenciés de la racine, de la tige, de la feuille, de la fleur. Cependant, à côté de noyaux quiescents ayant gardé les caractères méristématiques, plus ou moins nombreux suivant les cas, il en existe d'autres, situés souvent dans des cellules contiguës, chez qui il y a « atténuation » du type nucléaire ils présentent généralement un fin réseau, peu chromatique remplissant de façon homogène l'espace nucléaire, les chromocentres ayant disparu totalement ou presque totalement. Les figures 110 (pl. VI) et 205 (pl. XI), représentent des noyaux ayant atteint cet état chez *Datura* et *Anthurium scandens* (1). Chez *Solanum tuberosum*, où, ainsi que nous l'avons vu, le nombre des chromocentres décroît pendant l'interphase dans les noyaux méristématiques, la plupart des noyaux des parenchymes et les noyaux procambiaux (pl. VIII, fig. 153), en sont presque dépourvus.

Lors de notre étude du noyau d'*Elodea*, nous avons signalé, dans le méristème du bourgeon, la présence de noyaux à réseau régulier où les chromocentres ne sont plus visibles, ayant donc subi des transformations catachromasiques plus poussées. Dans les noyaux plus âgés de l'axe du bourgeon, cette organisation nucléaire est fréquente. Ce sont probablement des noyaux présentant cette structure que P. DANGEARD (1941) décrit comme homogènes ; le fin réseau qui s'y trouve n'est en effet colorable nettement que par la réaction nucléaire alors que cet auteur a utilisé le carmin acétique et l'hématoxyline. Il en est de même pour les noyaux des cellules pilifères de la racine qui contiennent un délicat réseau et ne sont pas homogènes.

Très fréquemment, dans les tissus de la tige ou de la fleur, on note des différences considérables entre la colorabilité des zones différenciées et celle des cellules méristématiques. Dans une même préparation les noyaux des premières apparaissent violet-verdâtre (après utilisation de vert-lumière), tandis que ceux des autres se colorent normalement en rose ou violet franc. Dans la plupart des cas on reconnaît cependant les constituants morphologiques chromatiniens du noyau (chromocentres collectifs réticulés ou granuleux) bien que peu colorés. Nous avons parfois ainsi observé des plaques équatoriales où les chromo-

(1) La figure 204 représente un noyau du méristème radiculaire de cette espèce (semi-réticulé à chromocentres collectifs réticulés).

somes étaient verdâtres au lieu d'être violets. Ces différences dans la réaction nucléale sont bien visibles dans les rejets de Pomme de terre ou dans l'ovaire de *Datura* et de façon très générale chez de très nombreuses plantes (Labiales, Scrophulariacées, Solanées, Umbellifères, etc...). Ces observations peuvent être interprétées comme l'indice d'un chimisme différent dans les noyaux de ces tissus (perte d'action thymonucléique ?), ou bien on peut penser que la réaction nucléale n'y réussit pas dans les mêmes conditions, peut-être par suite de la présence, dans la cellule, de certaines substances, telles que des tanins. Cependant, nous avons observé, dans certaines plantes, des cellules tanifères où les noyaux étaient colorés de façon normale.

Dans les noyaux géants (tissus procambiaux, poils sécréteurs, cellules tapétales, parenchyme cortical de la racine ou de la tige) les noyaux conservent les caractères de leur type. Dans une étude antérieure (1941) nous avons déjà signalé que les noyaux géants des trichoblastes de *Limnobium* avaient la même organisation que les noyaux des méristèmes. Il en est de même chez *Hydrocharis morsus-ranae* où existent aussi des trichoblastes bien développés. La figure 36 (pl. II) représente le noyau d'un poil sécréteur de la première feuille d'*Urtica pilulifera* : des chromocentres énormes se trouvent au voisinage du nucléole, et un ensemble de fins filaments faiblement colorables emplit l'espace nucléaire. Dans la planche V, fig. 95, est figuré le noyau d'un poil sécréteur de Bryone : il est, à la taille près, comparable à ceux du méristème racinaire. Cependant, dans les noyaux en voie de dégénérescence des poils sécréteurs de l'étamine de cette espèce, on observe une structure aberrante (pl. XI, fig. 200) qui rappelle celle décrite plus haut chez le Concombre.

Les cellules du parenchyme cortical de la racine ou de la tige de Bryone renferment aussi des noyaux de grande taille. Dans certains d'entre eux il existe des chromocentres collectifs en nombre supérieur à celui observé dans les méristèmes ; dans d'autres, le nombre de ces formations n'est pas augmenté, mais leur taille est plus grande (pl. XI, fig. 201). La figure 90 (pl. V) représente un noyau situé dans ce même tissu, mais dont la structure paraît aberrante à première vue ; il contient des masses de chromatine très allongées, et plutôt compactes. La taille de ces formations indique qu'il s'agit de chromocentres collectifs.

Dans les exemples que nous venons de citer l'accroissement du volume nucléaire s'accompagne d'une augmentation proportionnelle de la quantité de chromatine visible dans le noyau ; il n'en est pas de même dans tous les cas : ainsi dans les cellules à oxalate de calcium de *Raphidophora decursiva* l'espace nucléaire est relativement vide (pl. XI, fig. 207), les chromocentres composés réticulés y tenant une place beaucoup plus réduite que dans les noyaux du méristème (pl. XI, fig. 206). Il en est de même dans les noyaux du tégument des jeunes graines de *Datura*.

Noyaux du gamétophyte

Les noyaux végétatifs et les noyaux reproducteurs du pollen ont les caractères habituels : les premiers sont peu chromatiques et on n'y distingue parfois aucun élément même faiblement Feulgen-positif ; dans d'autres cas (*Lactuca perennis*), on y voit un fin réseau, peu colorable, rose pâle. (pl. II, fig. 37). Les seconds sont toujours plus chromatiques ; il y existe des chromocentres plus ou moins marqués suivant les espèces et un fin réseau. Chez *Datura*, on ne distingue pas nettement de chromocentres collectifs, on n'observe que des agglomérats chromatiques peu nets, assez allongés.

Les noyaux des anthérozoïdes ont été observés chez quelques Composées où la division du noyau reproducteur s'effectue avant la déhiscence du pollen. Ils sont toujours bien chromatiques mais de forme variable ; chez *Lactuca perennis* (pl. II, fig. 38) ils sont très allongés, colorés en violet intense, et, de ce fait, leur structure est peu nette ; chez *Tussilago farfara* ils sont en forme de fuseau et aussi très chromatiques.

Les noyaux du sac embryonnaire n'ont pas été observés.

NOYAUX EURÉTICULÉS ET RÉTICULÉS

Nous examinerons d'abord les noyaux du sporophyte puis ceux du gamétophyte.

Noyaux du sporophyte

Ces noyaux sont toujours emplis d'un réseau bien colorable et sont beaucoup moins polymorphes que ceux du type semi-réticulé.

Dans les espèces où les noyaux contiennent des chromocentres ces formations sont conservées, au moins pour la plupart ; on peut observer cependant une diminution de leur nombre (chez *Zea Mays* par exemple). Dans les noyaux à calotte, la région proximale reste plus chromatique que la région distale (*Hordeum*, *Agapanthus*, *Delphinium*).

On note souvent une légère diminution de la chromaticité du noyau dans les tissus parenchymateux de la tige, de la racine ou de la fleur ; dans les tissus des organes âgés, le réticulum apparaît parfois plus « grossier » que dans les tissus méristématiques ; ce dernier caractère peut s'expliquer par une variation de l'état colloïdal des noyaux les rendant plus visibles à l'action des fixateurs (1).

Dans les noyaux géants des tissus procambiaux on retrouve les caractères caryologiques propres à l'espèce considérée : calotte proximale chez l'Orge (pl. III, fig. 50, 52), chromocentres chez le Maïs

(1) Rappelons que nous avons constaté une plus grande sensibilité des noyaux âgés vis-à-vis des solutions formolées.

(pl. III, fig. 56). La figure 45 (pl. III) représente un noyau procambial d'*Allium Cepa* : le réseau y est peu dense et formé de fins filaments ; on y distingue quelques chromocentres. Le nucléole est entouré d'un « cerne » de chromatine qu'on n'observe pas dans les noyaux des cellules voisines ; cette bordure est due, semble-t-il, à ce qu'un certain nombre de filaments chromonématiques sont coalescents, au moins

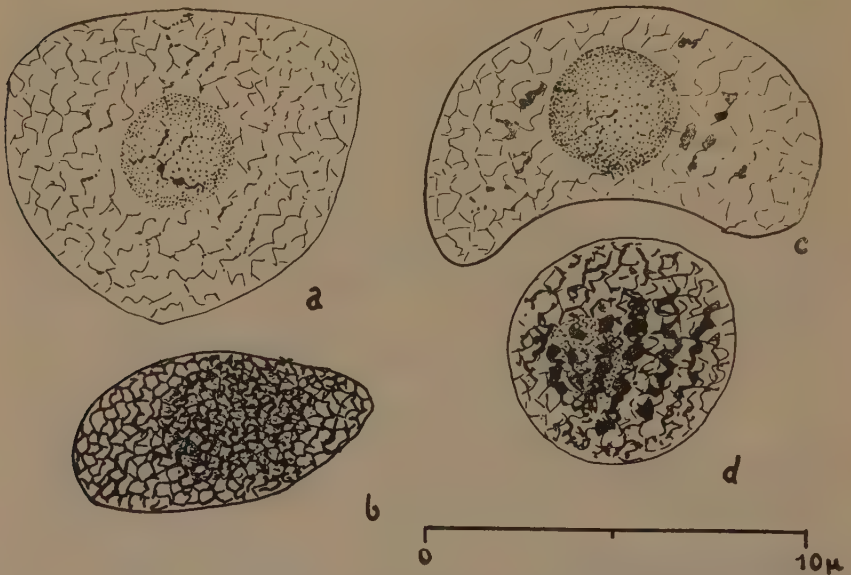


FIG. 7. — Noyaux végétatifs et reproducteurs ; (a) et (b), d'*Helleborus lividus* ; (c) et (d) d'*Helleborus foetidus*.

sur un petit parcours, avec le nucléole ; la faible densité des filaments que l'on observe dans ces noyaux est sans doute en rapport avec une augmentation du suc nucléaire, non accompagné d'un accroissement des chromonémas. Aucune variation importante de la structure nucléaire n'a été observée dans les cellules sécrétrices (cellules siliçueuses des Graminées, cellules à oxalate d'*Allium*) ni dans les noyaux souvent volumineux des cellules du tapis de l'anthère (Renonculacées, Liliacées).

Nous avons observé les noyaux des graines sèches de Pois et de Blé ; ils sont le plus souvent de forme amiboïde, et, un réseau, plus dense, que dans les autres tissus, y est observable (pl. II, fig 39, noyau de radicule de Pois). Ceci est sans doute dû à une forte diminution de volume du noyau, lors de la déshydratation qui accompagne la maturation de la graine. Les noyaux de la coiffe y semblent presque pycnotiques, une structure réticulée y étant cependant discernable.

Noyau du gamétophyte

Dans le pollen, comme dans les autres catégories nucléaires, noyau végétatif et noyau reproducteur ont des degrés de chromaticité très différents. Le premier, plus volumineux, contient un ensemble de filaments peu colorables, tandis que le second est très chromatique. Dans la figure 7, dans le texte, nous avons représenté les noyaux des grains de pollen chez *Helleborus foetidus*, et chez *H. lividus*. On y retrouve le caractère des noyaux somatiques de l'espèce; chez la première, on voit de volumineux chromocentres qui n'existent pas chez la seconde.

Les noyaux des anthérozoïdes et ceux du sac embryonnaire ont été étudiés chez *Allium odorum* (noyaux euréticulés sans chromocentres). Le noyau reproducteur ♂ (pl. XI, fig. 208) est coloré en violet intense par réaction nucléale; on y distingue, un ensemble de filaments assez épais, plus ou moins spiralés, formant des bandes fortement chromatiques, à contours irréguliers. Les nucléoles sont volumineux, creusés de vacuoles. Dans l'oosphère (pl. XI fig. 209), on observe un réseau assez chromatique et relativement peu dense; il y a généralement deux nucléoles entourés d'un cerne de chromatine. La même structure s'observe dans les noyaux des antipodes (fig. 210) et des synergides. La densité du réseau y est beaucoup plus faible que dans les noyaux du nucelle (pl. XI, fig. 211.) Dans les noyaux du sac, très volumineux (pl. XI, fig. 212), on distingue un ensemble de très fins filaments, plus ou moins anastomosés, donnant une réaction nucléale faiblement positive; on y observe, en outre, d'énormes nucléoles, creusés de cavernes et de petites vacuoles.

NOYAUX ARÉTICULÉS OU PRESQUE ARÉTICULÉS A NOMBREUX CHROMOCENTRES

Chez *Pinus pinaster*, les noyaux des zones différenciées de la racine présentent les mêmes caractères que ceux du méristème: chromocentres nombreux et éléments filamenteux réduits. Cependant, dans certaines cellules du parenchyme cortical et de la moelle, que rien ne distingue apparemment des autres, les noyaux sont plus filamenteux, les chromocentres y étant moins apparents: il y a là une atténuation du type nucléaire, semblable à celle signalée dans les noyaux semi-réticulés, réalisé par un déroulement plus poussé des chromonémas.

Dans les cellules procambiales (pl. IV, fig. 67) les noyaux très allongés ont des chromocentres de petite taille, en nombre réduit; en revanche, les éléments filamenteux y sont bien plus développés; des nucléoles de petite taille sont visibles. Des constatations analogues ont été faites chez *Psilotum* où, dans les noyaux des cellules procambiales, les chromocentres deviennent plus petits, ponctiformes, et où de fins filaments sont discernables.

Les noyaux du prothalle, où les chromosomes sont moitié moins nombreux, ont une organisation comparable à celle des tissus somatiques.

Nous n'avons pas observé les noyaux des gamètes de *Pinus*, mais d'après MANGENOT (1945), l'oosphère est complètement achromatique et il n'y a pas de chromocentres discernables.

Parmi les Angiospermes, chez certaines Ombellifères, nous avons observé des noyaux à chromocentres nombreux et à réseau réduit; cette structure est conservée dans les divers tissus somatiques et les cellules sécrétrices possèdent aussi cette organisation (p. XI, fig. 203, chez *Levisticum officinale*).

CONCLUSIONS

Les observations qui ont été groupées ci-dessus tendent à montrer qu'il n'y a pas, à proprement parler, de modifications structurales importantes, c'est-à-dire provoquant le passage d'un type nucléaire à un autre, à travers les différents tissus d'une même plante; cependant, des variations ont été observées dont nous allons résumer ici les modalités, en envisageant d'abord les noyaux du sporophyte, puis ceux du gamétophyte.

Noyau du sporophyte

Les modifications que nous avons observées peuvent à notre avis se ranger en quatre catégories :

1^o **Des phénomènes de catachromase tardive** qui provoquent une « atténuation » des caractères nucléaires et que l'on constate plus ou moins intensément suivant les espèces dans les tissus différenciés; ils se traduisent par la disparition totale ou partielle des chromocentres, qu'ils soient compacts et simples, ou, « réticulés » et collectifs : il s'agit soit d'un déroulement des chromonémas formant les chromocentres (la structure filamenteuse des noyaux procambiaux du Pin aurait là son origine), soit de la déchromatinisation de ces organites.

C'est à des degrés différents atteints dans la catachromase qu'est dû le polymorphisme observé fréquemment chez les noyaux semi-réticulés (*Elodea*, *Veratrum*, *Lagarosiphon*), où les rapports entre réseau et chromocentres paraissent plus variables que dans les autres catégories nucléaires.

2^o **Des multiplications du nombre des euchromocentres** (le plus souvent doublement) en même temps qu'une augmentation du volume nucléaire dans le périblème et la coiffe de certaines espèces. Ce phénomène semble se manifester de façon très variable suivant les objets considérés, mais paraît en tout cas très fréquent chez les Cucurbitacées.

3^o **Des phénomènes de gigantisme nucléaire**, existant dans de nombreux tissus et dus, comme GEITLER (1938) l'avait déjà observé, soit à une augmentation du suc nucléaire (noyaux des cellules à oxalate de calcium de *Raphidophora*, du tégument de la graine de *Datura*, des cellules procambiales d'*Allium Cepa*), soit à un accroissement à la fois de la chromatine et de l'enchylème parallèlement à l'augmentation de volume nucléaire (noyaux du parenchyme cortical de l'assise

nourricière, des poils sécréteurs, des cellules procambiales). Dans ce deuxième cas, on note un accroissement à la fois des chromonémas qui forment le réseau (noyaux euréticulés, réticulés, et semi-réticulés) et des chromocentres (Ortie); dans le cas des noyaux euchromocentriques il y a multiplication du nombre des chromocentres et, en même temps, certains d'entre eux atteignent une grande taille. Notons que, tant chez les noyaux euchromocentriques que chez les noyaux semi-réticulés (*Urtica pilulifera*), les plus gros chromocentres se trouvent au voisinage du nucléole.

4° Des phénomènes de dégénérescence. — Des noyaux en voie de dégénérescence ont été examinés dans la coiffe, les tubes criblés, la région du nucelle entourant immédiatement le sac embryonnaire, les poils staminaux de Bryone et de Concombre. Chez tous on a noté une diminution importante de la taille du nucléole, et une augmentation de la chromatocité du suc nucléaire. Fréquemment, la taille des chromocentres augmente : ainsi chez *Cucumis* les chromocentres des noyaux voisins du sac embryonnaire et ceux de l'assise mécanique du sac pollinique, proche de la déhiscence, sont proportionnellement plus gros que dans les tissus voisins.

Noyau du gaméophyte

Les noyaux du grain de pollen, quelle que soit le type de structure de l'espèce, offrent des caractères constants : le noyau végétatif est toujours plus grand et moins chromatique que le noyau reproducteur. On y retrouve, cependant, souvent un peu atténués, les caractères typiques de l'organisation nucléaire; une chromatocité plus forte et un réseau net correspondent aux noyaux réticulés et euréticulés, une faible teneur en chromatine, pas de réseau et des euchromocentres chez les noyaux aréticulés euchromocentriques. Chez les noyaux semi-réticulés se manifestent des caractères intermédiaires : noyau végétatif sans réseau net, ou à réseau fin, et chromocentres de formes variées.

Des différences de chromatocité se manifestent aussi entre les noyaux des anthérozoïdes et ceux du sac embryonnaire. Il est intéressant de comparer, à ce point de vue, le noyau de l'oosphère et le noyau reproducteur mâle chez *Allium* : ce dernier bien que plus volumineux est beaucoup plus riche en « chromatine » que le premier.

Les noyaux secondaires du sac, toujours très volumineux, paraissent chez *Allium* beaucoup moins chromatiques que celui de l'oosphère : cette différence peut être expliquée par une plus forte dispersion de la chromatine dans le premier noyau, en relation avec une déspréparation plus poussée des chromonémas.

Bien que le noyau n'acquière pas des caractères typiquement différents dans les tissus différenciés, c'est cependant en l'observant dans les régions méristématiques que l'on aura une idée précise de son organisation. Ce n'est, en effet, que par l'étude du début de la prophase, ou de la fin de la télophase que l'on saura à quoi correspondent exactement ses constituants morphologiques.

RÉPARTITION DES DIFFÉRENTS TYPES NUCLÉAIRES CHEZ LES PHANÉROGAMES

Pour l'étude de la répartition des différents types nucléaires dans le cadre de la Systématique, nous avons suivi la classification donnée par ENGLER et PRANTL dans le *Pflanzenfamilien*. Les nombres chromosomiques, sauf indication contraire, ont été pris dans les tables de GAISER (1930), TISCHLER (1931, 1937, 1938), et dans *Chromosome Atlas of Cultivated Plants* de DARLINGTON et JANAKI-AMMAL (1945).

Nos observations ont porté sur des méristèmes de racine et de tige, ou encore sur des jeunes boutons floraux (1), fixés avec le liquide de Helly, colorés par réaction nucléale. Les méthodes au carmin-acétique ont été jugés souvent suffisants dans le cas des noyaux riches en chromatine.

GYMNOSPERMES

Un certain nombre d'espèces appartenant aux genres suivants : *Ginkgo*, *Cephalotaxus*, *Picea*, *Tsuga*, *Abies*, *Larix*, *Cedrus*, *Pinus*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Thuya*, *Cupressus*, *Chamaecyparis* ont été décrits par EICHORN (1931) comme possédant un réseau peu colorable et de nombreux chromocentres.

CYCADALES

Cycadacées

Cycadées. *Cycas revoluta* Thunb. ($2n = 22 - 24$). — Noyaux bien chromatiques ; granulations de chromatine de petite taille, liées entre elles par des filaments moins colorables ; quelques chromocentres de grande taille (6-7 au maximum).

Zamiées. *Ceratozamia mexicana* Brongn. ($2n = 16$). — Noyaux très chromatiques ; nombreux chromocentres granuleux ou allongés, le plus souvent alignés les uns derrière les autres.

CONIFÈRES

Taxacées

Taxus baccata L. ($2n = 24$). — Noyaux réticulés ; une quinzaine de chromocentres.

Podocarpacees

Podocarpus elongata l'Herit. — Noyaux très chromatiques ; nombreuses petites granulations colorables en violet (chromomères?) alignées et souvent réunies entre elles ; quelques chromocentres (une dizaine).

Podocarpus nereiformis. — Structure nucléaire voisine de celle de l'espèce précédente, souvent un très gros chromocentre ($3 \mu 5$) et plusieurs petits (une dizaine).

(1) Le mélange de Carnoy (chloroforme 3 vol. ; alcool absolu, 6 vol. ; acide acétique cristallisable, 1 vol.) a été utilisé comme mouillant pour la fixation des boutons floraux.

Céphalotaxacées

Cephalotaxus drupacea Sieb. — Noyaux très chromatiques ; la région proximale beaucoup plus colorable que le reste du noyau forme un énorme chromocentre en calotte, presque compact ; dans la région distale, on observe quelques chromocentres granuleux (2-3) et un réseau.

Pinacées**Abiétoidées**

Pseudotsuga taxifolia Brit. (2 n = 26). — Même structure nucléaire que *Pinus pinaster*.

Larix decidua Mill. (2 n = 24). — Même structure nucléaire que *Pinus pinaster*.

Pinoidées

Pinus pinaster Soland (2 n = 24). — Nombreux chromocentres ; éléments chromonématiques déroulés très réduits (1).

Taxodiées

Sequoia gigantea Endl. (2 n = ca 26). — Même structure nucléaire que *Pinus pinaster*.

Cryptomeria japonica D. Don (2 n = 22). — Même structure nucléaire que *Pinus pinaster*.

Cupressacées

Chamaecyparis Lawsoniana Parl. (2 n = 22). — Même structure nucléaire que *Pinus pinaster*.

Juniperus virginiana L. (2 n = 22). — Noyaux euréticulés ; 8-12 chromocentres granuleux.

GNÉTALES**Ephédracées**

Ephedra distachya L. (2 n = 28). — Noyaux aréticulés à très nombreux chromocentres granuleux alignés en files.

Gnétacées

Gnetum Gnemon L. (2 n = 24). — Noyaux réticulés ; 5-6 chromocentres de petite taille.

**CONSIDÉRATIONS RELATIVES AUX STRUCTURES NUCLÉAIRES
OBSERVÉES CHEZ LES GYMNOSPERMES**

La répartition des différents types nucléaires chez les diverses espèces de Gymnospermes que nous avons étudiées est donnée par le diagramme nucléaire I. Les cercles qui représentent les divers genres se groupent pour la plupart autour du type I_2 , caractérisé par l'existence de nombreux chromocentres et par la réduction très grande, et même parfois totale, par suite de décoloration, des éléments chromonématiques déroulés. Ce type I_2 bien qu'« aréticulé », est lié aux types « euré-

(1) Voir p. 16.

ticulés » I et I₁ desquels il se rapproche par sa richesse en chromatine et la grande taille des chromosomes.

Nous n'avons fait figurer sur ce diagramme que les espèces que nous avons personnellement étudiées, car l'interprétation de la structure de ces noyaux à nombreux chromocentres, si fréquents chez les Gymnospermes, est différente suivant les auteurs. Il est probable que parmi les espèces observées par EICHORN, et que nous n'avons pas étudiées, une grande partie présente une organisation nucléaire analogue



Diagramme nucléaire I : Gymnospermes.

- 1) *Cycas revoluta* Thunb.; (2) *Ceratozamia mexicana* Brongn.; (3) *Taxus baccata* L.; (4) *Podocarpus elongata* l'Hérit.; (5) *Cephalotaxus drupacea* Sieb.; (6) *Picea excelsa*; (7) *Pseudotsuga taxifolia* Brit.; (8) *Larix decidua* Mill.; (9) *Pinus pinaster* Soland.; (10) *Sequoia gigantea* Endl.; (11) *Cryptomeria japonica* D. Don; (12) *Chamaecyparis Lawsoniana* Parl.; (12) *Juniperus virginiana* L.; (14) *Ephedra distachya* L.; (15) *Gnetum Gnemon* L.

à celle de *Pinus pinaster*, mais il est aussi possible que le « réseau » y soit plus apparent.

Des observations qui ont été faites on peut tirer, à notre avis, les conclusions suivantes :

1° Les noyaux des Gymnospermes sont toujours riches en chromatine, caractère lié à la taille des chromosomes qui est toujours grande.

2° Dans la plupart des espèces, une grande partie des chromosomes reste conservée sous forme de chromocentres pendant l'interphase.

Ce caractère se retrouve, non seulement chez les Conifères, mais aussi chez les Gnétales (*Ephedra*) et les Cycadales (*Ceratozamia*). Cette multiplication des chromocentres s'accompagne d'une réduction considérable du « réseau ».

3° Tous les noyaux des espèces de Gymnospermes étudiées ne présentent pas cette structure : chez certains, les chromocentres sont en petit nombre et, le réseau étant plus important (*Juniperus*, *Podocarpus*), ils se placent en intermédiaires entre les types I₁ et I₂. Enfin, chez *Cephalotaxus*, nous avons observé des noyaux à calotte.

ANGIOSPERMES MONOCOTYLÉDONES

PANDANALES

Pandanacées

Pandanus Veitchi Hort. — Noyaux peu chromatiques aréticulés avec quelques euchromocentres ponctiformes, en petit nombre pendant l'interphase (15-20) ; chromosomes très courts (0 μ , 5), beaucoup plus nombreux que les euchromocentres.

FLUVIALES

Potamogetonacées

Potamogeton crispus L. (2 n = 52) ; *Potamogeton pusillus* L. — Noyaux aréticulés à euchromocentres ponctiformes, en nombre inférieur au nombre chromosomique.

Alismacées

Alisma plantago L. (2 n = 12). — Noyaux euréticulés sans chromocentres.

Echinodorus ranunculoides L. (2 n = 14). — Noyaux réticulés sans chromocentres, moins riches en chromatine que ceux de *Sagittaria*.

Butomacées

Butomus umbellatus L. (2 n = 24). — Noyaux réticulés sans chromocentres, moins riches en chromatine que ceux de *Sagittaria*.

Hydrocharitacées

Lagarosiphon crispus. — D'après EICHHORN (1943), noyaux intermédiaires entre les noyaux à prochromosomes et les noyaux réticulés (2 n = 22). Observations personnelles : noyau semi-réticulé du même type que celui d'*Elodea*. Fin réseau et quelques chromocentres généralement compacts (6 à 8), plus rarement structurés ; un seul nucléole le plus souvent. Noyaux des stipules des feuilles, plus chromatiques, à réseau fin, bien net, souvent un chromocentre collectif relativement volumineux.

Elodea canadensis Rich. ($2n = 48$). — Noyau semi-réticulé à chromocentres, en nombre et forme variables (1).

Trianea (= *Limnobium*) *bogotensis* Karst. — Noyaux semi-réticulés à chromocentres composés (C. DELAY, 1941).

Hydrocharis Morsus-ranae L. ($2n = 28$). — Noyaux semi-réticulés, à chromocentres composés.

La répartition des divers types nucléaires chez les Fluviales est représentée par le diagramme nucléaire II.

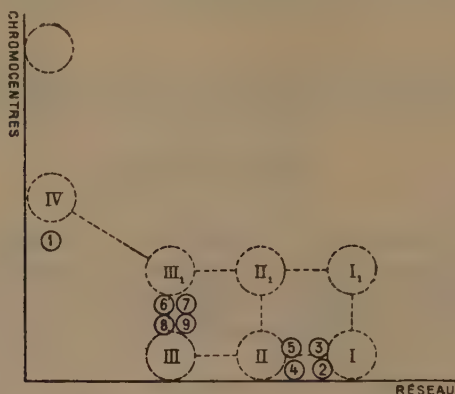


Diagramme nucléaire II : Fluviales.

Potamogetonacées. — (1) *Potamogeton crispus* L. ; *P. pusillus* L. ; **Alismacées.** — (2) *Sagittaria sagittifolia* L. ; (3) *Alisma plantago* L. ; (4) *Echinodorus ranunculoides* L. ; **Butomacées.** — (5) *Butomus umbellatus* L. ; **Hydrocharitacées.** — (6) *Lagarosiphon crispus* ; (7) *Elodea canadensis* Rich. ; (8) *Trianea bogotensis* Karst. ; (9) *Hydrocharis Morsus-ranae* L.

GLUMIFLORES

Graminées

Pour simplifier notre exposé, nous ne suivrons pas ici la classification de HACKEL (1887), donnée par ENGLER et PRANTL ; nous lui préférons celle proposée par PRAT (1936). Cet auteur s'est en effet efforcé de synthétiser les renseignements de tous ordres (morphologique, anatomique, cytologique, histologique, physiologique) relatifs aux Graminées et a ainsi établi une classification plus naturelle de cette famille. Au point de vue caryologique, il a notamment tenu grand compte du travail fondamental d'AVDULOV (1931), relatif au nombre et à la dimension des chromosomes ; cette étude dont les résultats ont été, dans l'ensemble, confirmés par des observations ultérieures (HUSKIN et SMITH, 1934 ; HUNTER, 1934 ; KRISHNASWAMI, 1940), avait déjà conduit son auteur à modifier les rapports entre différentes tribus et à déplacer certains genres à caractères aberrants (2).

(1) Voir p. 23.

(2) En plus des caractères caryologiques, AVDULOV considère la forme de la première feuille, la structure anatomique foliaire et la composition des grains d'amidon. Il divise ainsi les Graminées en trois groupes : les Phragmitiformes (Arundinées,

Festucoïdées

Festucées. *Echinaria capita* Desf. ($2n = 18$). — Noyaux euréticulés, 6-8 chromocentres.

Melica (8 espèces). — D'après DOULAT (1943), noyaux réticulés, aspect assez granuleux.

Briza maxima L. ($2n = 14$). — Noyaux très chromatiques ; réseau dense avec tendance à la formation d'une calotte proximale ; quelques petits chromocentres granuleux.

Dactylis glomerata L. ($2n = 28$). — Noyau euréticulé, 2-3 chromocentres granuleux.

Cynosorus echinatus L. ($2n = 14$) ; *C. cristatus* L. ($2n = 14$). — Noyaux réticulés à chromocentres. Le réseau est plus dense chez la première espèce (structure euréticulée) que chez la seconde ; 4 ou 5 chromocentres chez *C. echinatus* ; une huitaine chez *C. cristatus*.

Poa pratensis L. ($2n = 56$) ; *P. compressa* ($2n = 42$) ; *P. caesia* Sm. ($2n = 42$) ; *P. serotina* Ehrhr. — Noyaux réticulés à chromocentres de forme irrégulière.

Festuca Mairei ($2n = 28$) ; *F. elegans* Boiss ; *F. arenaria* Lam. ($2n = 28$) ; *F. arundinacea* Schreb. ($2n = 42$). — Noyaux euréticulés. Quelques chromocentres de petite taille.

Catapodium loliaceum Link. — Noyaux euréticulés ; quelques chromocentres.

Scleropoa rigida Griseb ($2n = 14$). — Noyaux euréticulés.

Bromus sterilis L. ($2n = 14$) ; *B. madritensis* Cav. ($2n = 28$) ; *B. racemosus* L. ($2n = 28$). — Noyaux euréticulés ; tendance à la formation d'une calotte proximale.

Brachypodium distachyum Beauv. ($2n = 30$) ; *B. phoenicoides* Rœm. — Noyaux peu chromatiques intermédiaires entre les types semi-réticulés et aréticulés à euchromocentres.

Beckmannia erucaeformis Host. ($2n = 14$). — Noyaux très chromatiques, euréticulés, avec quelques chromocentres. Ce genre, rattaché par HACKEL aux Chloridées, s'en sépare par toute une série de caractères (épiderme, caryotype, anatomie et plantule) ; PRAT, comme AVDULOV du reste, le rapproche des Festucées.

Avénées. *Aira caryophyllea* L. ($2n = 14$). — Noyaux réticulés ; quelques petits chromocentres ponctiformes (2-3).

Descampsia caespitosa L. ($2n = 28$) ; *D. flexuosa* Trin. ($2n = 28$). — Noyaux réticulés ; une vingtaine de chromocentres granuleux bien marqués.

Trisetum panicum Pers. — Noyaux à réseau fin, un peu moins chromatiques que ceux de l'espèce précédente ; 5-6 petits chromocentres ponctiformes.

Avena barbata Brot. ($2n = 28$) ; *A. sterilis* L. ($2n = 42$). — Noyaux

Oryzées, Stipées, Centothécées, Bambusées), les Festuciformes (Festucées, Hordées, Avénées, Agrostidées, Phalaridées), les S. cchariférées (Sporobolées, Chloridées, Andropogonées, Zoysiées, Tripsaginées, Maydées, Panicées).

euréticulés ; région proximale plus colorée, quelques petits chromocentres ponctiformes, distaux.

Arrhenatherum elatius Beauv. ($2n = 28$). — Noyaux euréticulés, sans chromocentres ; tendance à la formation d'une calotte proximale.

Hordées. *Lolium perenne* L. ($2n = 28$) ; *L. temulentum* L. ($2n = 28$) ; *L. canadense* Misch. ($2n = 28$). — Noyaux euréticulés, 2 ou 3 chromocentres granuleux.

Lepturus filiformis Trin. ($2n = 14$). — Noyaux intermédiaires entre les types euréticulés et réticulés ; quelques chromocentres.

Psilurus aristatus Duv. ($2n = 28$). — Noyaux intermédiaires entre les types euréticulés et réticulés.

Agropyrum rigidum Beauv. ; *A. cristatum* Beauv. ($2n = 14$). — Noyaux euréticulés ; 2-3 petits chromocentres granuleux.

Secale montanum Guss. ($2n = 14$). — Noyaux euréticulés ; 2-3 chromocentres granuleux.

Triticum monococcum L. ($2n = 14$). — Noyaux euréticulés.

Aegilops ventricosa Tansk. ($2n = 28$). — Noyaux euréticulés ; 1-2 chromocentres.

Hordeum vulgare L. ($2n = 14$) ; *H. bulbosum* Sieber. ($2n = 14$). — Noyaux réticulés à calotte.

Elymus europaeus L. ($2n = 28$) ; *E. arenarius* L. ($2n = 56$). — Noyaux euréticulés, quelques chromocentres.

Agrostidées. *Stipa capillata* L. ($2n = 44$) ; *S. calamagrostis* Wahe. — Noyaux semi-réticulés ; réseau peu colorable ; chromocentres de forme granuleuse ou irrégulière (une vingtaine en général), pouvant s'agglomérer en chromocentres collectifs le plus souvent compacts.

Oryzopsis paradoxa Nutt. — Noyaux semi-réticulés ; une dizaine de chromocentres granuleux bien marqués dans les noyaux des tissus méristématiques.

Cornucopiae cucullatum L. ($2n = 14$). — Noyaux presque euréticulés, 3-4 chromocentres ponctiformes.

Phleum baeumeri Wib. ($2n = 14$). — Noyaux très chromatiques, 8-10 chromocentres granuleux ; réseaux intermédiaires entre les types euréticulés et réticulés.

Alopecurus agrestis L. ($2n = 14$). — Noyaux euréticulés ; une dizaine de chromocentres.

Mibora minima Besv. — Noyaux euréticulés, 10-12 chromocentres.

Chaeturus fasciculatus Link. ($2n = 14$). — Noyaux réticulés ; une dizaine de chromocentres proximaux.

Polypogon maritimus Willd. — Noyaux intermédiaires entre les types euréticulés et réticulés.

Agrostis verticillata Vill. ($2n = 28$) ; *A. vulgaris* With. ($2n = 28$). *A. alba* Loeff ($2n = 28$). — Noyaux très chromatiques, d'aspect granuleux ; nombreux chromocentres de taille variée ; 6-10, plus volumineux, proximaux, formant une sorte de calotte. Éléments filamenteux assez réduits dans les noyaux âgés.

Calamagrostis lapponica Hartm. ($2n = 42$). — Même structure que l'espèce précédente.

Apera Spica-venti Beauv. ($2n = 14$). — Noyaux euréticulés, une dizaine de chromocentres proximaux.

Lagurus ovatus L. ($2n = 14$). — Noyaux réticulés à calotte ; 13 à 14 chromocentres proximaux.

Phalaridées. *Phalaris arundinacea* Michx. ($2n = 28$). — Noyaux euréticulés, quelques chromocentres.

Anthoxanthum odoratum L. ($2n = 20$). — Noyaux euréticulés ; 8-10 chromocentres granuleux.

Panicoïdées : I. Eupanicoïdées

Panicées. *Paspalum dilatatum* Poir. ($2n = 40$). — Noyaux semi-réticulés ; 10 à 20 chromocentres de forme souvent irrégulière.

Panicum sanguinale L. (= *Digitaria sanguinale* L., $2n = 36$) ; *P. Crus-galli* L. (= *Echinochloa Crus-galli* L., $2n = 54$) ; *P. bulbosum* H. B. — Toutes ces espèces possèdent la même structure nucléaire ; on y observe un réseau léger, faiblement colorable mais bien net, portant des chromocentres granuleux ou de forme irrégulière, pouvant s'agglomérer pour donner des chromocentres collectifs. Le nombre chromocentrique est toujours inférieur au nombre chromosomique.

Setaria glauca Beauv. ($2n = 36$). — Noyaux à réseau net, une dizaine de chromocentres.

Cenchrus echinatus L. ($2n = 34$). — Réseau plus colorable que dans les espèces précédentes ; une vingtaine de chromocentres granuleux, ou s'unissant en chromocentres composés plus ou moins compacts.

Pennisetum longistylum Hochst. ; *P. compressum* R. Br. — Noyaux à réseau net, colorable ; nombreux chromocentres de petite taille dans les noyaux jeunes, formant de larges plages plus ou moins réticulées dans les noyaux adultes (chromocentres collectifs).

Andropogonées. *Arthraxon ciliaris* Beauv. ($2n = 36$). — Noyaux semi-réticulés, une quinzaine de chromocentres granuleux.

Sorghum halepense Pers. ($2n = 40$) ; *S. vulgare* Pers. ($2n = 20$). — Noyaux à léger réseau (semi-réticulés) ; chromocentres granuleux nombreux dans les jeunes noyaux, tendant à former des chromocentres composés, le plus souvent compacts, dans les noyaux adultes. Réseau plus net chez *S. halepense* que chez *S. vulgare*.

Andropogon ischaemum L. — Noyaux semi-réticulés, une dizaine de chromocentres compacts.

Maydées. *Zea Mays* L. ($2n = 20$). — Noyaux réticulés ; région proximale plus colorée : tendance à la formation d'une calotte ; 6 à 8 chromocentres granuleux.

Coix Lacryma-Jobi L. ($2n = 20$). — Noyaux à structure intermédiaire entre les types réticulés et semi-réticulés ; chromocentres nombreux, de formes irrégulières, correspondant visiblement, dans certains cas, à des portions importantes de chromosomes, pouvant s'agglomérer en chromocentres collectifs.

Arundinées. *Arundo Donax* L. ($2n = 110$). — Structure semi-réticulée ; petits chromocentres ponctiformes, nombreux dans les noyaux jeunes ; rares dans les noyaux des tissus différenciés ; dans ce dernier cas, présence fréquente d'un agglomérat chromatique volumineux.

Uniola latifolia Misch. ($2n = 24$). — Réseau fin, peu colorable ; chromocentres collectifs en plages irrégulières.

Panicoidées : II. Chloridoïdées

Zoysiées. *Tragus racemosus* Scop. ($2n = 40$). — Noyaux semi-réticulés à chromocentres ponctiformes (15 à 20).

Chloridées. *Cynodon dactylon* Pers. ($2n = 36$). — Noyaux moyennement chromatiques ; réseau fin mais net ; 6-7 gros chromocentres bien marqués.

Spartina Schreberi J. F. Gmel ($2n = 40$). — Petits chromocentres correspondant aux régions proximales des chromosomes (euchromocentres) souvent peu visibles dans les noyaux âgés. Existence possible d'un très fin réseau peu colorable.

Chloris ciliata Sw. ; *Ch. distichophylla* Lag. ($2n = 20$). — Noyaux à fin réseau (plus net que dans l'espèce précédente) ; chromocentres de petite taille, souvent granuleux, ou à contours mal définis, formant des plages plus chromatiques que le fond. Le réseau est plus net dans la deuxième espèce que dans la première.

Eleusine coracana Gaertn. ($2n = 36$). — Noyaux semi-réticulés à chromocentres.

Sporobolées. *Sporobolus tenacissimus* Beauv. — Réseau fin, régulier, coloré en rose, 4-5 chromosomes ponctiformes.

Muhlenbergia mexicana Trin. ($2n = 40$). — Noyaux tendant vers le type aréticulé à euchromocentres.

Orizées. *Oriza sativa* L. ($2n = 24$). — Noyaux à léger réseau (semi-réticulés) ; une vingtaine de chromocentres ponctiformes.

Lygeum spartina Loeff. — Même structure nucléaire.

Bambusoidées

Arundinaria fastuosa. — Noyaux à réseau net, bien colorable ; chromocentres assez nombreux, en forme de granulations isolées et bien marquées, ou allongées en bâtonnets et correspondant à une partie importante du chromosome restée conservée à l'interphase ; dans ce dernier cas, les chromocentres correspondent visiblement à la région proximale des chromosomes.

Phyllostachys sp. — ~~Même structure nucléaire que l'espèce précédente.~~

Bambusa pubescens Doell. — Même structure nucléaire que *Phyllostachys*.

Sasa japonica Makino. — Même type structural ; les régions proximales des chromosomes ont tendance à former une suite de chromocentres granuleux.

CONSIDÉRATIONS RELATIVES AUX STRUCTURES
NUCLÉAIRES DES GRAMINÉES

Nous envisagerons tout d'abord la répartition des divers types nucléaires par rapport à la division systématique puis nous essaierons de déterminer dans quel sens s'est faite l'évolution des structures nucléaires dans la famille.

*Répartition des divers types nucléaires dans les différentes
divisions systématiques de la famille*

Le diagramme nucléaire III montre la répartition des différents types caryologiques chez les Graminées. Les types euréticulé et réticulé sont les plus fréquemment réalisés dans cette famille; dans certaines espèces, on assiste à l'atténuation de la chromaticité du réseau, qui peut disparaître totalement (*Muhlenbergia*).

D'après AVDULOV la plus grande partie des espèces de Festucoïdées possède des chromosomes longs (4 à 8 μ), et ont un nombre de base égal le plus souvent à 7, parfois plus faible (5). Sur notre diagramme, les espèces occupent toute la partie droite variant entre les types I, I₁, II, II₁, présentant toujours un réseau bien colorable (parfois polarisé en calotte), des chromocentres en nombre variable. Cependant, dans quelques genres de Festucoïdées, nous avons observé une organisation nucléaire différente : chez *Stipa*, *Oryzopsis*, *Brachypodium*, le réseau est beaucoup moins colorable, les chromocentres assez nombreux, les chromosomes courts (2 μ en moyenne); ce dernier caractère avait amené AVDULOV à séparer les genres en question des Festuciformes et à les rattacher aux Phragmitiformes. *Stipa* et *Oryzopsis* sont très semblables par leur morphologie florale et leurs caractères caryologiques (taille des chromosomes, nombre de base $n = 9$ à 12, structure du noyau interphasique). D'après PRAT, *Oryzopsis* possède un épiderme panicoidé et une structure anatomique intermédiaire entre celle des Festucoïdées et des Panicoidées; dans le tableau relatif aux Agrostidées, il semble considérer le genre comme aberrant, mais il ne se prononce pas, par ailleurs, explicitement sur la position systématique qu'il lui donne. En ce qui concerne *Stipa*, épiderme et anatomie sont de type festucoïde (1). Malgré ces différences ces deux genres sont très semblables au point de vue de la morphologie florale et de la caryologie, et il paraît difficile de les séparer l'un de l'autre. On peut avec AVDULOV et HUNTER les rapprocher des Oryzées, auxquelles ils ressemblent par leurs caractères caryologiques (petits chromosomes, nombre de base 12, noyaux semi-réticulés à chromocentres) et les caractères primitifs de la fleur. Chez *Brachypodium* l'épiderme et la structure anatomique sont de caractère festucoïde, tandis que caryologiquement (nombre de base 9 ou 15; petits chromosomes et structure

(1) Dans leur atlas des nombres chromosomiques DARLINGTON et JANAKI AMMAL (1945), placent ces deux genres dans une même tribu, les Stipées.

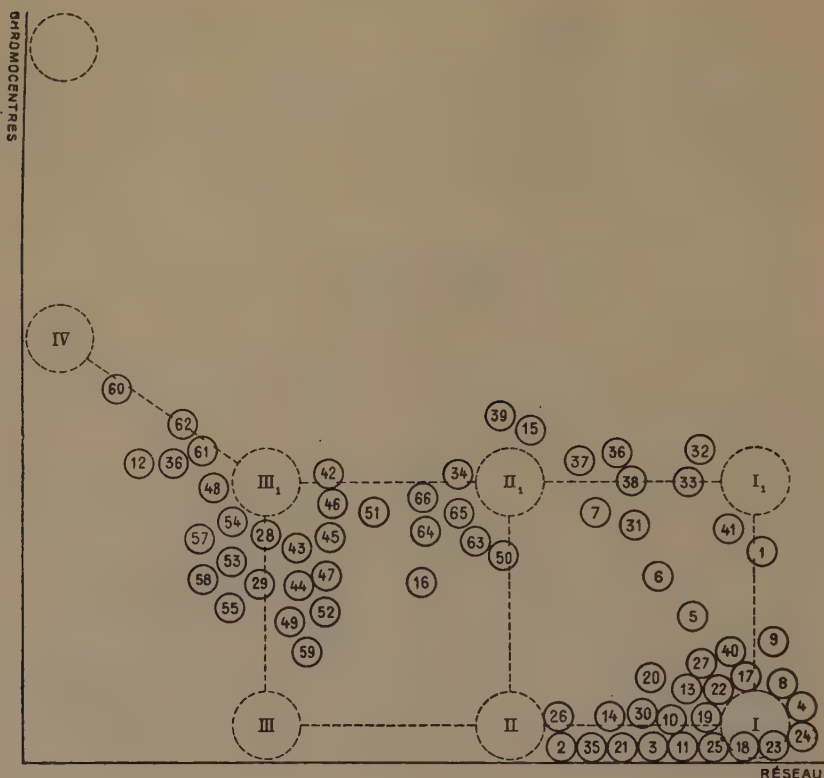


Diagramme nucléaire III : Graminées.

- 1) *Echinaria capita* Desf. ; (2) *Melica*; (3) *Briza maxima* L. ; (4) *Dactylis glomerata* L. ; (5) *Cynosorus echinatus* L. ; (6) *C. cristatus* L. ; (7) *Poa pratensis* L. ; *P. compressa* L. ; (8) *Festuca Mairei*; (9) *Catapodium loliaceum* Link. ; (10) *Scleropoa rigida* Griseb. ; (11) *Bromus sterilis* L. ; (12) *Brachypodium distachyum* Beauv. ; (13) *Beckmannia erucaeformis* Host. ; (14) *Atra caryophyllea* L. ; (15) *Descampsia caespitosa* L. ; (16) *Trisetum panicum* Pers. ; (17) *Avena barbata* Brot. ; (18) *Arrhenatherum elatius* Beauv. ; (19) *Lolium perenne* L. ; (20) *Lepturus jiliiformis* Trin. ; (21) *Psilurus aristatus* Duv. ; (22) *Agropyrum rigidum* Beauv. ; (23) *Secale montanum* Guss. ; (24) *Triticum monococcum* L. ; (25) *Aegilops ventricosa* Tansk. ; (26) *Hordeum vulgare* L. ; (27) *Elymus europaeus* L. ; (28) *Stipa capillata* L. ; *S. calamagrostis* Wahe ; (29) *Orysopsis paradoxa* Nutt. ; (30) *Cornucopie cucullatum* L. ; (31) *Phleum boehmeri* Wib. ; (32) *Alopecurus agrestis* L. ; (33) *Mibora minima* Besv. ; (34) *Choeturus fasciculatus* Link. ; (35) *Polypogon maritimus* Willd. ; (36) *Agrostis verticillata* Vill. ; (37) *Calamagrostis lapponica* Hartm. ; (38) *Apera Spica-venti* Beauv. ; (39) *Lagurus ovatus* L. ; (40) *Phalaris arundinacea* Michx. ; (41) *Anthoxanthum odoratum* L. ; (42) *Paspalum dilatatum* Poir. ; (43) *Panicum sanguinale* L. ; *P. Crus-galli* L. ; *P. bulbosum* H. B. ; (44) *Setaria glauca* Beauv. ; (45) *Cenchrus echinatus* L. ; (46) *Pennisetum longistylum* Hochst. ; *P. compressum* R. Br. ; (47) *Arrhaxon ciliaris* Beauv. ; (48) *Sorghum vulgare* Pers. ; (49) *Andropogon ischaemum* L. ; (50) *Zea Mays* L. ; (51) *Coix Lacryma Jobi* L. ; (52) *Arundo Donax* L. ; (53) *Uniola latifolia* Misch. ; (54) *Tragus racemosus* Scop. ; (55) *Cynodon dactylon* Pers. ; (56) *Spartina Schreberi* J. F. Gmel. ; (57) *Chloris ciliata* Sw. ; *Ch. distichophylla* Lag. ; (58) *Eleusine coracana* Gaertn. ; (59) *Sporobolus tenacissimus* Beauv. ; (60) *Muhlenbergia mexicana* Trin. ; (61) *Oriza sativa* L. ; (62) *Lygeum spartina* Loeff. ; (63) *Arundinaria fastuosa* ; (64) *Phyllostachys* sp. ; (65) *Bambusa pubescens* Doell. ; (66) *Sasa japonica* Makino.

semi-réticulée à chromocentres du noyau interphasique), il se détache des Festucoïdées, sans que les autres caractères permettent de lui assigner avec quelque certitude une autre place, sa position systématique ayant été du reste très discutée. On l'a placé soit avec *Bromus* (HARZ, 1880 ; HACKEL, 1887), soit avec *Agropyrum*, ou encore avec *Festuca*. AVDULOV le range avec les Phragmitiformes, pensant que ses caractères caryotypiques l'éloignent nettement de tous les autres genres auxquels on a voulu le lier.

La plupart des Panicoïdées (Eupanicoïdées + Chloridoïdées) ont des noyaux semi-réticulés à chromocentres. On y observe un réseau fin, plus ou moins colorable suivant les espèces, remplissant tout l'espace nucléaire. Les chromocentres, correspondant aux régions proximales des chromosomes, sont nombreux en télophase ; certains d'entre eux s'unissent deux à deux (parfois plus) pour former des chromocentres collectifs. Chez *Muhlenbergia*, le réseau disparaît presque totalement et la structure nucléaire tend vers le type aréticulé à euchromocentres. Les chromosomes des Panicoïdées sont courts (2 à 3 μ).

Cependant, les Maydées possèdent des noyaux plus chromatiques : structure réticulée à chromocentres chez *Zea Mays* où les chromosomes sont assez longs (4 μ) et structure intermédiaire entre les types réticulé et semi-réticulé chez *Coix Lacryma-Jobi* où les chromosomes sont un peu plus courts.

Dans cet ensemble des Panicoïdées, PRAT a intégré certaines tribus ou genres isolés placés par d'autres systématiciens (HACKEL notamment) dans les Festucées ; parmi les espèces que nous avons étudiées, *Arundo Donax*, *Uniola latifolia*, *Sporobolus tenacissimus*, *Muhlenbergia mexicana* se trouvent dans ce cas ; l'étude de la structure des noyaux interphasiques confirme donc les résultats donnés par l'observation d'autres caractères d'ordre chromosomique, anatomique, histologique, etc...

Les noyaux des espèces des Bambusoïdées étudiées sont plus chromatiques que ceux des Panicoïdées : le réseau y est plus nettement colorable ; les chromosomes y sont courts (3 μ) et le nombre de base est élevé.

Evolution de la structure du noyau quiescent chez les Graminées

Notre étude des structures nucléaires a porté sur un nombre très restreint d'espèces, mais comme les résultats obtenus s'intègrent de façon satisfaisante dans la taxonomie des Graminées et qu'ils sont notamment parallèles à ceux obtenus sur les chromosomes par AVDULOV, nous allons essayer d'envisager la façon dont s'est faite l'évolution des structures nucléaires dans cette famille.

Au point de vue chromosomique, AVDULOV constate que chez les formes à caractères primitifs (tels que présence de six étamines, de trois pétales, d'épis multiflorés) comme c'est le cas chez les Bambu-

soïdées, les Oryzées, *Stipa*, *Oryzopsis*, *Uniola*, *Arundo*, il existe de petits chromosomes, et leur nombre de base est élevé (généralement $n = 12$). A partir de ce caryotype, deux lignes évolutives doivent être considérées; dans l'une, il y a augmentation de la taille des chromosomes en même temps que le nombre de base se fixe à 7 pour la plupart des genres, c'est l'ensemble des Festucoïdées; dans l'autre, l'abaissement du nombre chromosomique de base est plus faible — restant généralement à 10 (1) — et la taille des chromosomes n'est pas modifiée, ou l'agrandissement est minimum: c'est la série des Sacchariférées d'AVDULOV, qui correspond, à quelques tribus près, aux Panicoidées de PRAT.



Fig. 7 bis. — Schéma de PRAT exprimant les relations entre les différentes tribus des Graminées (la superficie des cercles est proportionnelle au nombre d'espèces attribuées à chacune d'elles).

catachromase plus poussée. Dans la série Eupanicoidées, il y a, soit conservation du type primitif (*Coix* par exemple), soit aussi une légère augmentation de la chromaticité (Maïs), soit encore une atténuation de la colorabilité du réseau (Panicées). Dans la série Chloridoïdées, il y a diminution de la chromaticité du réseau, passant au type semi-réticulé, les chromocentres gardant leur importance; *Muhlenbergia* représente le dernier terme de cette évolution. Oryzées et Arundinées ont subi aussi des transformations caryologiques du même genre, les caractères floraux y restant primitifs; enfin, il semble que *Stipa* et *Oryzopsis* pourraient être placés, eux aussi, sur une lignée isolée, partant des Bambusoïdées.

le schéma où PRAT représente les relations possibles entre les différentes tribus des Graminées. Si, tenant aussi compte des résultats d'AVDULOV, on essaie d'établir comparativement le sens de l'évolution des structures nucléaires, on arrivera au résultat suivant: les Bambusoïdées à noyaux à réseau net et à chromocentres, ont, par suite de l'augmentation de la chromatine des chromosomes, donné naissance à des noyaux réticulés et euréticulés chez les Festucoïdées; en même temps, l'importance « relative » des chromocentres décroît, c'est-à-dire que, dans les chromosomes longs, proportionnellement une plus grande partie subit une

(1) Des observations plus récentes font cependant penser que le nombre de base peut y être plus bas (5-7) mais les nombres élevés (9-10-11-20) sont plus fréquents (Voir DARLINGTON et JANAKI-AMMAL, 1945).

Cypéracées

Scirpoidées

Cyperus alternifolius L. ($2n = 32$). — Noyaux peu chromatiques. Existence probable d'un léger réseau plus ou moins net suivant les noyaux ; chromocentres ponctiformes peu nombreux, 5-6 au maximum, dont deux bien marqués au voisinage du nucléole ; chromosomes très courts ($1 \mu 5$).

Scirpus holoschænus L. — Structure nucléaire voisine de celle de l'espèce précédente ; chromocentres plus nombreux (10-12).

Caricoidées

Carex acutiformis Ehrh. ; *C. glauca* Scop. ; *C. Halleriana* Asso. ; *C. Panicea* L. ; *C. Goodenowii* J. Gay. —

Noyaux peu chromatiques ; enchylème rose, plus ou moins structuré ; existence possible d'un léger réseau (assez net chez *C. glauca*) ; chromocentres ponctiformes en nombre variable, toujours peu élevé.

Le diagramme IV rend compte de la structure caryologique des Cypéracées étudiées ; leur nombre est très restreint, cependant il est

vraisemblable que les noyaux aréticulés à euchromocentres et semi-réticulés sont les plus répandus dans cette famille où les chromosomes sont courts (HEILBORN, 1928 ; HAKANSSON, 1927, 1928 ; WAHL, 1940).

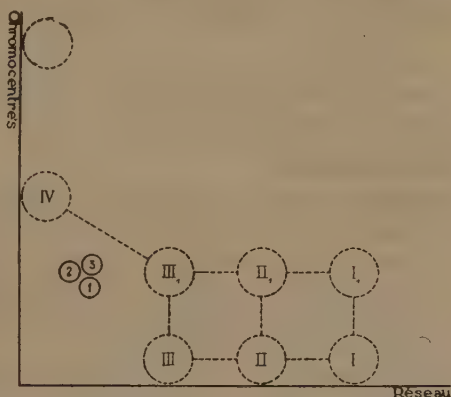


Diagramme IV : Cypéracées.

(1) *Cyperus alternifolius* L. ; (2) *Scirpus holoschænus* L. ; (3) *Carex acutiformis* Ehrh. ; *C. glauca* Scop. ; *C. Halleriana* Asso. ; *C. Panicea* L. ; *C. Goodenowii* J. Gay. ; *C. hirta* L.

Palmiers

PRINCIPÉES

Céroxiloïdées

Areca catechu L. ($2n = 32$). — Noyaux réticulés (tissus âgés de l'inflorescence).

Chamaedorea sp. — Noyaux semi-réticulés à chromocentres (2-3) (tissus âgés de l'inflorescence).

Elaeis guineensis Jacq. — D'après HENRY (1945), noyaux semi-réticulés à chromocentres ($2n = 36$).

Cyclanthacées

SYNANTHÉES

Carludovica sp. — Noyaux semi-réticulés à chromocentres granuleux, correspondant aux régions proximales des chromosomes.

SPATHIFLORÉES

Aracées**Pothoïdées**

Pothoées. *Pothos* sp. — Noyaux semi-réticulés à chromocentres collectifs réticulés, de formes variées (type Bryone). Dans les noyaux âgés, léger réseau et chromocentres parfois compacts.

Anthurium scandens Engl. ($2n = 24$). — Noyaux semi-réticulés à chromocentres collectifs réticulés.

Zamioculcasées. *Zamioculcas Loddigesii* Schott. — Noyaux très chromatiques, réticulés avec chromocentres granuleux.

Acorées. *Acorus gramineus* Ait. ($2n = 24$). — Noyaux très peu chromatiques, réseau douteux (probablement aréticulé). Petits chromocentres ponctiformes.

Monstéroïdées

Monstérées. *Raphidophora decursiva* Schott. — Noyaux semi-réticulés à chromocentres collectifs réticulés.

Monstera deliciosa Liebm. ($2n = 24$). — Noyaux semi-réticulés à chromocentres collectifs.

Epipremnum mirabile Schott. — Noyaux semi-réticulés à chromocentres collectifs réticulés.

Scindapsus sp. — Noyaux semi-réticulés à chromocentres collectifs réticulés.

Spathiphyllées. *Spathiphyllum* sp. — Noyaux réticulés marquant une tendance à la formation d'une calotte; quelques chromocentres.

Calloïdées

Symplocarpées. *Orontium aquaticum* L. — Noyaux réticulés, sans chromocentres.

Lasoïdées

Lasiées. *Lasia heterophylla* Schott. — Noyaux semi-réticulés, sans chromocentres ou à rares chromocentres (1-2) volumineux et compacts. Il s'agit de chromocentres composés, car dans les noyaux télophasiques, on observe des amas chromatiques volumineux, correspondant à plusieurs chromosomes. De même les prophases rappellent celles observées dans les noyaux à chromocentres composés.

Amorphophallus Rivieri Dur. — Noyaux semi-réticulés à chromocentres composés réticulés (environ 24 chromosomes).

Néphthytidées. *Nephtytis liberica* N. E. Br. — Noyaux très chromatiques, d'aspect granuleux; réduction des éléments chromonématiques déroulés. Une cinquantaine de chromosomes.

Philodendroïdées

Philodendrées. *Philodendron canniphyllum* Schott. — Noyaux semi-réticulés à chromocentres collectifs souvent réticulés.

Aglaonémâtées. *Aglaonema costatum* N. E. Br. — Noyaux bien chromatiques, réticulés à chromocentres granuleux.

Dieffenbachiiées. *Dieffenbachia* sp. — Noyaux bien chromatiques, réticulés, à chromocentres granuleux.

Zantedeschiées. *Zantedeschia albo-maculata* (Hook.) Baill. — Noyaux peu chromatiques à petits chromocentres ponctiformes. Le fond nucléaire paraît assez dense, mais généralement aucune structure nette n'y est visible; cependant, les processus prophasiques rappellent ceux décrits chez la Pomme de terre. Nous rangerons ce noyau en intermédiaire entre les types semi-réticulé et aréticulé à euchromocentres.

Colocasioïdées

Colocasiées. *Alocasia* sp. — Noyaux bien chromatiques; semi-réticulés à chromocentres collectifs, tendant vers les noyaux réticulés à calotte.

Xanthosoma sp. — Noyaux semi-réticulés à chromocentres collectifs compacts ou réticulés. Environ 24 chromosomes.

Syngoniées. *Syngonium podophyllum* Schott. — Noyaux semi-réticulés à chromocentres collectifs réticulés; 1 ou 2 nucléoles.

Arôidées

Arées. *Arum maculatum* L. ($2n = 32$). — Noyaux semi-réticulés à chromocentres composés réticulés (type Bryone).

Arum italicum Mill. — Même structure (P. DANGEARD, 1937).

Sauromatum guttatum Schott. — Noyaux semi-réticulés à chromocentres composés-réticulés. Les noyaux géants du spathe ont été étudiés par GEITLER (1938).

Pinellia ternata Thunb. — Noyaux semi-réticulés, peu chromatiques, à chromocentres composés, parfois assez compacts.

Cryptocoryne Willeii Hort. — Noyaux semi-réticulés généralement avec un gros chromocentre; télophase à chromocentres granuleux rappelant celle des noyaux euchromocentriques.

Lemnacées

Lemna minor L. ($2n = 40$). — Noyaux de très petite taille; fond nucléaire homogène coloré en rose pâle après le Feulgen. Quelques chromocentres peu colorables. Chromosomes très petits.

CONCLUSIONS RELATIVES AUX STRUCTURES NUCLÉAIRES OBSERVÉES CHEZ LES ARACÉES ET LEMNACÉES

L'étude précédente montre qu'il existe, dans la famille des Aracées, des organisations nucléaires variées; cependant, deux groupes principaux peuvent être définis:

1° Un groupe d'espèces à noyaux très chromatiques, réticulés, avec ou sans chromocentres, rencontrés chez *Orontium*, *Aglaonema*, *Dieffenbachia*, *Zamioculcas*, *Spathyphyllum*, chez *Nephtytis*, l'impor-

tance des éléments filamenteux diminue, tandis que le nombre des chromocentres augmente.

Les noyaux des genres précités sont dans l'ensemble assez volumineux (diamètre moyen variant de 20 à 30 μ ; les chromosomes sont longs (8-10 μ), dépassant largement de chaque côté du plan équatorial à la métaphase.

2° Un groupe d'espèces à noyaux moyennement chromatiques, semi-réticulés à chromocentres collectifs, décrits chez *Pothos*, *Anthurium*, *Raphidophora*, *Monstera*, *Epipremnum*, *Scindapsus*, *Lasia*, *Amor-*



Diagramme nucléaire V : Aracées et Lemnacées.

- (1) *Pothos* sp. ; (2) *Anthurium scandens* Engl. ; (3) *Zamioculcas Loddigesii* Schott ; (4) *Acorus gramineus* Ait. ; (5) *Raphidophora decursiva* Schott ; (6) *Monstera deliciosa* Liebm. ; (7) *Epipremnum mirabile* Schott ; (8) *Scindapsus* sp. ; (9) *Spathiphyllum* sp. ; (10) *Orontium aquaticum* L. ; (11) *Lasia heterophylla* Schott ; (12) *Amorphophallus Rivieri* Dur. ; (13) *Nephtytis liberica* N. E. Br. ; (14) *Philodendron canniphyllum* Schott ; (15) *Aglaonema costatum* N. E. Br. ; (16) *Dieffenbachia* sp. ; (17) *Zantedeschia albo-maculata* Baill. ; (18) *Alocasia* sp. ; (19) *Xanthosoma* sp. ; (20) *Syngonium podophyllum* Schott. ; (21) *Arum maculatum*, L., *A. italicum* Mill. ; (22) *Sauromatum guttatum* Schott ; (23) *Pinellia ternata* Thunb. ; (24) *Cryptocoryne Willesii* Hort. ; (25) *Lemna minor* L.

phophallus, *Phyllodendron*, *Alocasia*, *Xanthosoma*, *Syngonium*, *Arum*, *Sauromatum*, *Pinellia*. Dans ces noyaux, on observe l'habituel polymorphisme déjà signalé dans les noyaux appartenant à ce type ; les chromocentres étant plus ou moins compacts ou « réticulés » suivant les noyaux. A la prophase, les chromosomes sont groupés en amas, à l'intérieur du noyau, apparaissant à partir des chromocentres collec-

tifs interphasiques. Les chromosomes métaphasiques sont plus courts que ceux des espèces appartenant au groupe précédent ($3-4 \mu$) et sont entièrement étalés dans le plan équatorial, ou ne dépassent que très légèrement de chaque côté.

Enfin, il existe quelques espèces dont la structure nucléaire s'écarte de ces deux ensembles : *Cryptocoryne* dont le noyau possède un léger réseau, régulièrement réparti ; *Zantedeschia* dont la structure nucléaire est intermédiaire entre le type semi-réticulé et aréticulé et qui possède des petits chromocentres granuleux ; *Acorus gramineus*, à noyaux probablement aréticulés où quelques chromocentres demeurent conservés pendant l'interphase. Ces deux dernières espèces ont du reste des structures nucléaires voisines et c'est à elles que peut se rattacher celle observée chez *Lemna*.

Si l'on considère la répartition des divers types nucléaires dans l'ensemble de la famille, on observe que les espèces étudiées de la tribu des Monstérées possèdent la même organisation caryologique. Dans la sous-famille des Aroïdées, une certaine homogénéité se manifeste aussi, bien que *Pinellia* et surtout *Cryptocoryne* aient des noyaux beaucoup moins chromatiques que ceux d'*Arum* et de *Sauromatum*.

On admet généralement que l'évolution dans les Aracées s'est faite par passage à l'unisexualité en même temps que le spathe se différenciait, que le nombre des fleurs diminuait sur le spadice, et que le périanthe se réduisait. En s'appuyant sur ces principes, HUTCHINSON a établi une classification mettant en évidence l'évolution morphologique de la famille. Si l'on examine la répartition des divers types nucléaires dans les espèces présentant des degrés variés d'évolution, on ne constate pas de parallélisme entre la structure nucléaire et l'évolution morphologique de la famille : les noyaux riches en chromatine, réticulés, avec ou sans chromocentres, s'observent à la fois chez des genres primitifs (*Orontium*, *Spathiphyllum*) et chez des genres plus évolués (*Aglaonema*, *Nephtytis*, *Dieffenbachia*), de même, des noyaux semi-réticulés à chromocentres collectifs s'observent chez des Aracées primitives et évoluées. On peut donc penser qu'une évolution parallèle a pu être réalisée dans deux groupes différents : l'un possédant des noyaux très chromatiques et de longs chromosomes, l'autre des noyaux moyennement et même peu chromatiques, à chromocentres collectifs et à chromosomes beaucoup plus courts.

FARINOSÉES

Broméliacées

Pitcairniées. *Pitcairnia pulverulenta* Ruiz. — D'après M^{me} DOUTRELIGNE (1939), noyaux à euchromocentres en nombre inférieur à celui des chromosomes ($2n = 50$).

Pitcairnia integrifolia Ker-Gawl. — Noyaux aréticulés avec euchromocentres en nombre plus petit que le nombre chromosomique.

Lindmania penduliflora ($2n = 100$). — D'après M^{me} DOUTRELIGNE, noyau à euchromocentres peu nombreux (une vingtaine).

Tillandsiées. *Tillandsia psittacina* Hook. — Noyaux aréticulés à euchromocentres peu nombreux.

Vriesea splendens Brongn. (= *Tillandsia splendens*). — D'après M^{me} DOUTRELIGNE (1939), noyaux à euchromocentres en nombre plus petit que le nombre chromosomique.

Broméliées. *Nidularium* sp. — Noyaux aréticulés avec quelques euchromocentres (une dizaine).

Ananas microcephala. — D'après M^{me} DOUTRELIGNE (1939), noyaux à euchromocentres en nombre inférieur au nombre chromosomique.

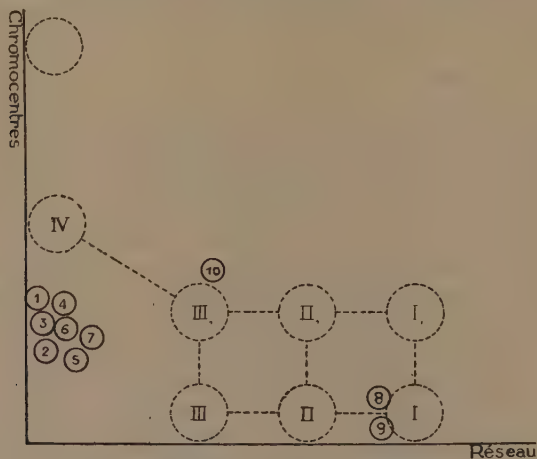


Diagramme nucléaire VI : Farinosées.

Broméliacées — (1) *Pitcairnia pulverulenta* Ruiz.; *Pitcairnia integrifolia* Ker-Gawl.; (2) *Lindmania penduliflora*; (3) *Tillandsia psittacina* Hook.; (4) *Vriesea splendens* Brongn.; (5) *Nidularium* sp.; (6) *Ananas microcephala*; *Ananas sylvestris*; (7) *Billbergia Windii*; *Billbergia Saundersii* Hort.; **Commélinacées**. — (8) *Tradescantia virginica* L.; (9) *Rhoeo discolor* Hance; **Pontédériacées**. — (10) *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms.

Ananas sylvestris. — Noyaux aréticulés à euchromocentres en nombre peu élevé.

Billbergia Saundersii Hort. — Noyaux aréticulés avec quelques euchromocentres.

Commélinacées

Tradescantiées. *Tradescantia virginica* L. ($2n = 24$). — (Nombreuses observations : STRASSBURGER, 1904; BELLING, 1927, etc...). Noyaux euréticulés, quelques chromocentres granuleux.

Rhoeo discolor Hance ($2n = 12$). — D'après HEITZ, noyaux euréticulés.

Pontédériacées

Eichhornia crassipes (Mart.) Solms ($2n = 32$). — Noyaux semi-réticulés à chromocentres ponctiformes.

CONCLUSIONS

Le schéma VI résume l'étude qui vient d'être faite. On note que chez les Broméliacées étudiées, la structure nucléaire répond à un même type aréticulé à euchromocentres de petite taille ; le nombre des chromocentres est, de façon générale, inférieur à celui des chromosomes : ceci apparaît nettement par l'observation des prophases et des télophases, même dans les espèces où le nombre des chromosomes n'a pas été déterminé. Les chromosomes sont toujours de petite taille ($2\ \mu\ 5$) ainsi, du reste, que les noyaux.

Chez les Commélinacées, des noyaux volumineux, euréticulés, très chromatiques ont été, au contraire, rencontrés chez les deux espèces étudiées.

LILIFLORÉES

Joncacées

Luzula albidula D. C. — Noyaux de petite taille, bien chromatiques ; chromocentres nombreux, granuleux, ne semblant pas liés par un réseau (type *Psilotum*). Chromosomes épais et relativement longs ($2,5$ à $3\ \mu$) pour la taille des noyaux ($3-4,5\ \mu$ de diamètre).

Juncus bufonius L. ($2n = \text{ca. } 60$). — Noyaux aréticulés à euchromocentres ; chromosomes très courts ($1\ \mu$). Dans certains noyaux, plusieurs chromocentres s'agglomèrent en une tache chromatique.

Dans ces deux espèces, les noyaux interphasiques montrent à première vue un aspect identique : pas de réseau, des chromocentres granuleux isolés ; l'examen des prophases révèle qu'en réalité on a là deux types différents de structure aréticulée, en relation, du reste, avec des tailles différentes des chromosomes des deux espèces.

Liliacées

Mélanthioïdées

Vératrées. *Veratrum album* L. ($2n = 32$). — Noyaux semi-réticulés à chromocentres composés, compacts ou réticulés.

Uvulariées. *Gloriosa superba* L. ($2n = 22$). — Noyaux réticulés à calotte.

Colchicées. *Colchicum autumnale* L. ($2n = 20 - 24$). — Réseau fin, colorable en rose ; quelques chromocentres granuleux ($10-15$) plus ou moins bien visibles.

Asphodéloïdées

Asphodélées. *Asphodelus albus* Mill. ($2n = 26$) ; *A. cerasifera* Gay. — Noyaux réticulés à chromocentres collectifs réticulés ($4-5$ chromocentres granuleux).

Asphodelina lutea (L.) Reichb. ($2n = 28$). — Noyaux réticulés ; $3-4$ chromocentres ponctiformes.

Bulbine annua Willd ($2n = 26$). — Noyaux euréticulés ; $10-12$ chromocentres ponctiformes.

Anthericum liliiago L. ($2n = 32$). — Noyaux à structure intermédiaire entre les types réticulé et euréticulé ; quelques chromocentres.

Chlorophytum mediopictum. — Noyaux euréticulés. Nous y avons compté 18 chromosomes à la métaphase mitotique.

Boweia volubilis Harvey. — Noyaux euréticulés. Nous y avons compté 16 chromosomes.

Sagittaria sagittifolia L. ($2n = 20$ ou 22). — Noyaux euréticulés sans chromocentres ; 2 ou 3 nucléoles.

Hémérocallidées. *Hosta coerulea* Andrews (= *Funkia ovata* Spreng) ($2n = 48$). — Noyaux réticulés avec chromocentres collectifs réticulés ou compacts.

Hemerocallis fulva L. ($2n = 33$). — Noyaux réticulés, avec plages plus chromatiques, parfois en calotte, le plus souvent sous forme de chromocentres collectifs plus ou moins réticulés ou compacts.

Phormium tenax Forst. — Noyaux peu chromatiques ; fin réseau peu colorable ; quelques chromocentres ponctiformes de petite taille.

Aloées. *Aloe*. sp. — Noyaux euréticulés à chromocentres composés, réticulés.

Gasteria laevifolia Haw. ; *G. picta* Haw. ; *G. obtusifolia* Haw. — Noyaux euréticulés à chromocentres collectifs réticulés.

Johnsoniées. *Alania acutissima*. — Noyaux euréticulés.

Lomandrées. *Lomandra* (= *Xerotes*) *longifolium* R. Br. — Noyaux réticulés à chromocentres collectifs réticulés ou compacts.

Agapanthées. *Agapanthus umbellatus* l'Hér. ($2n = 30$). — Étudié par HEITZ ; noyaux réticulés à calotte.

Agapanthus canadensis. — Noyaux réticulés à calotte ou à chromocentres collectifs, plus ou moins compacts. Nous y avons compté 30 chromosomes.

Alliées. *Allium flavum* L. ($2n = 16$) ; *A. odorum* L. ($2n = 32$). — Noyaux euréticulés sans chromocentres ou à 1-2 chromocentres.

Allium Cepa L. ($2n = 16$) ; *A. senescens* L. ($2n = 32$). — Noyaux euréticulés, avec quelques chromocentres granuleux (6-8).

Allium globosum D. C. ; *A. rotundum* L. ($2n = 32$). — Noyaux euréticulés à chromocentres relativement nombreux ; 12 à 15 granuleux et assez gros ($0,5-1 \mu$) chez la première espèce ; une quinzaine de petite taille chez la seconde (1).

Nothoscordum fragrans Kunth. ($2n = 16$). — D'après la description de M^{me} KOEPPERICH (1929), noyaux euréticulés.

Lilioïdées

Tulipées. *Lilium candidum* L. ($2n = 24$) ; *L. Davidii* Duck. ($2n = 24$). — Noyaux très chromatiques, gros chromocentres granuleux réunis par un réseau.

(1) Section *Porrum* G. Don : *A. rotundum* ; Section *Schenoprasum* G. Don : *A. Cepa* ; Section *Macrospatha* G. Don : *A. globosum*, *A. flavum* ; Section *Rhizidium* G. Don : *A. odorum*, *A. senescens*.

Fritillaria orientalis Willd. ($2n = 24$). — Noyaux euréticulés.

Tulipa Didieri Jond. — Noyaux réticulés.

Erythronium Dens canis L. ($2n = 24$). — Noyaux euréticulés.

Scillées. *Urginea* sp. — Noyaux très chromatiques ; 12 à 16 chromocentres granuleux très nets, assez volumineux, liés par des éléments filamenteux.

Scilla bifolia L. ($2n = 20$). — Noyaux réticulés ; chromocentres de petite taille, compacts et granuleux (12 à 15), parfois plages réticulées plus denses.

Eucomis undulata l'Her. ($2n = 30$). — D'après la description de M^{me} KOERPERICH (1930), noyaux réticulés avec plages plus fortement colorables.

Ornithogalum umbellatum L. ($2n = 24 - 28$) ; *O. nutans* L. ($2n = 30$). — Noyaux euréticulés ; tendance à formation d'une calotte ; 2 ou 3 chromocentres granuleux.

Drymiopsis maculata Lindl. ($2n = 64$). — Noyaux réticulés, chromocentres composés compacts ou réticulés.

Puschkinia scilloides Adams ($2n = 10$). — Noyaux réticulés, une dizaine de chromocentres granuleux au maximum.

Hyacinthus orientalis L. ($2n = 16$). — D'après la description de DOULAT (1943) et BUVAT (1945), noyaux euréticulés.

Brimeura amethystina L. Salisb. ($2n = 24$, BUVAT, 1945) ; *B. Gastigata*. — D'après BUVAT noyaux réticulés, chromocentres très volumineux, surtout chez la deuxième espèce (jusqu'à 3 μ , 3 μ , 5).

Hyacinthella leucophaea Schur. ($2n = 18$, BUVAT, 1945) ; *H. azurea* ($2n = 36$; BUVAT, 1945), D'après BUVAT, noyaux réticulés ; chromocentres de petite taille.

Bellevalia romana L. Reichb. ; *B. dubia* Reichb. ; *B. ciliata* ; *B. sarmatica* Gross. (chez toutes ces espèces, $2n = 8$; BUVAT, 1945). — D'après la description de BUVAT, noyaux réticulés tendant vers le type euréticulé, sans chromocentres très apparents.

Muscari moschatum Willd. ($2n = 18$). — Réseau bien net, formant des plages plus colorées (calottes ou chromocentres réticulés). Dans certains noyaux, chromocentres compacts.

Veltheimia viridiflora Jack. ($2n = 40$). — Noyaux réticulés, réseau formant des chromocentres « réticulés » ou une calotte (3-4 chromocentres granuleux).

Dracénoïdées

Yuccées. *Yucca flexilis* Carr. — Noyaux semi-réticulés, avec plages plus chromatiques (chromocentres réticulés). Parfois quelques chromocentres granuleux (1 ou 2).

Dracénées. *Dracaena* sp. — Noyaux réticulés.

Asparagoidées

Asparagées. *Asparagus trichophyllus* Bunje ; *A. verticillatus* L. ($2n = 24$). — Noyaux réticulés à calotte ou à chromocentres collectifs réticulés.

Ruscus aculeatus L. ($2n = 36$). — Noyaux réticulés.

Polygonatées. *Polygonatum officinale* L. ($2n = 20$). — Noyaux réticulés.

Disporum pulillum Salisb. ($2n = 16$). — Noyaux euréticulés avec quelques chromocentres.

Convallariées. *Convallaria majalis* L. ($2n = 32$). — Noyaux euréticulés.

Aspidistra elatior Blume ($2n = 36$). — Noyaux euréticulés, pas de chromocentres.

Paris quadrifolia L. ($2n = 24$). — D'après l'étude de MARTENS, noyaux euréticulés.

Trillium grandiflorum ($2n = 20$). — Noyaux euréticulés. Quelques chromocentres.

Ophiopogonoïdées

Sansevieria sp. — Noyaux aréticulés ; une quinzaine d'euchromocentres.

Smilacoidées

Smilax excelsa Duham. — Noyaux réticulés ; tendance à la formation d'une calotte proximale.

Amaryllidacées

Amaryllidoïdées

Amaryllidées. *Clivia* sp. — Noyaux euréticulés.

Galanthus nivalis L. ($2n = 24$). — Noyaux euréticulés.

Leucojum vernum L. ($2n = 24$). — Noyaux euréticulés.

Zephyranthes carinata Spreng. ($2n = 26$). — Noyaux euréticulés.

Sternbergia lutea Orph. ($2n = 18$). — Noyaux euréticulés.

Crinum asiaticum L. ($2n = 22$). — Noyaux euréticulés.

Narcissées. *Narcissus pseudo-Narcissus* L. ($2n = 14$) ; *N. poeticus* L. ($2n = 16$). — Noyaux euréticulés.

Agavoïdées

Agave sp. — Noyaux très polymorphes : chromocentres compacts, granuleux coexistant avec des filaments isolés spirales et chromocentres composés réticulés. (Semi-réticulés à chromocentres).

Beschorneria Yuccoides Kunth. ($2n = 60$). — Étudié par M^{me} KOERPERICH (1930) qui note que le réseau tend à se déchromatiser pendant l'interphase (coloration à l'hématoxyline), la description de cet auteur nous fait penser que la structure nucléaire doit ressembler à celle de l'Agave.

Dioscoréacées

Dioscorées. *Dioscorea villosa* L. ($2n = 60$). — Noyaux aréticulés à euchromocentres granuleux (30 à 40).

Tamus communis L. (2 n = 48). — Noyaux aréticulés à euchromocentres bien nets (20 à 30).

Iridacées

Iridinées. *Iris* ; Sect. *Apogon* : *I. pallida* (2 n = 24) ; *I. graminea* L. (2 n = 34) ; *I. Mandshurica* Meissr. (2 n = 34) ; *I. siberica* L. (2 n = 28) ; *I. orientalis* Thunb. (2 n = 28). Sect. *Pogoniées* : *I. florentina* L. (2 n = 36) ; *I. Pallida* Lam. (2 n = 24) ; *I. Sambucina* L. (2 n = 24). — Chez toutes ces espèces, le noyau est du type réticulé, à réseau irrégulièrement chromatique : plages plus colorables que l'ensemble, formant parfois une calotte proximale (taille des chromosomes : 4,5 à 6 μ).

I. montana (2 n = 86-88). — Noyaux moins chromatiques à réseau plus léger que dans les espèces précédentes ; chromocentres proximaux, granuleux à la télophase, devenant moins compacts pendant l'interphase. Chromosomes plus courts.

Sisyrinchiées. *Sisyrinchium iridifolium* H. B. (2 n = 16). — Noyaux réticulés, quelques chromocentres granuleux.

Crocus Thomasianus Herb. (2 n = 18). — Noyaux réticulés ; chromocentres collectifs réticulés en calotte ou en plages. Souvent quelques chromocentres granuleux, assez volumineux.

Gladiolées. *Gladiolus communis* L. (2 n = 90). — Noyaux à chromocentres en nombre variable, de forme souvent mal définie. On y observe fréquemment une ou deux granulations chromatiques relativement volumineuses qui correspondent, ainsi que le montre l'étude des prophases, à des chromocentres collectifs d'où dérivent, 2 chromosomes généralement. L'existence d'un très léger réseau plus ou moins net suivant les noyaux est probable.

Watsoniées. *Freesia refracta* Klatt. (2 n = 22). — Noyaux aréticulés, à euchromocentres.

CONSIDÉRATIONS RELATIVES AUX STRUCTURES NUCLÉAIRES OBSERVÉES CHEZ LES LILIFLORÉES.

Le diagramme nucléaire VII représente la répartition des divers types de structures nucléaires chez les Joncacées et les Liliacées. Le type aréticulé à nombreux chromocentres a été numéroté III₂ et réuni au type III₁, parce qu'il a été observé chez *Luzula albida*, dont les chromosomes ont une longueur voisine de celle que l'on observe habituellement chez les noyaux semi-réticulés (2,5 à 3 μ).

Chez les Liliacées, ce sont les noyaux réticulés et euréticulés qui ont été observés le plus fréquemment : toutes les espèces situées entre les types I et II ont des organisations caryologiques voisines ; très chromatiques, à réseau dense, à chromocentres peu nombreux ou absents, parfois à calotte (*Agapanthus*) ou à plages réticulées plus colorables que l'ensemble du reticulum (*Asparagus*, *Muscari*) ; les chro-

mosomes y sont longs (4 à 8 μ). Parfois, le nombre des chromocentres augmente, mais il n'est jamais très élevé (types I₁ et II₁).

Dans quelques genres, nous avons cependant observé des noyaux beaucoup moins chromatiques, se rattachant au type semi-réticulé (*Colchicum*, *Phormium*, *Veratrum*, *Yucca*). Le réseau y est plus fin, souvent très décoloré, et les chromocentres sont de forme variable



Diagramme VII : Joncacées et Liliacées.

Joncacées. — (1) *Luzula albida* D. C. ; (2) *Juncus bufonius* L. ; **Liliacées.** — (3) *Veratrum album* L. ; (4) *Gloriosa superba* L. ; (5) *Colchicum autumnale* L. ; (6) *Asphodelus albus* Mill. ; *A. cerasifera* Gay ; (7) *Asphodelina lutea* (L.) ; (8) *Bulbine annua* Willd. ; (9) *Anthericum liliago* L. ; (10) *C. lorophyllum mediopictum* ; (11) *Boweia volubilis* Harvey ; (12) *Hosta cœrulea* Andrews ; (13) *Hemerocallis fulva* L. ; (14) *Phormium tenax* Forst. ; (15) *Aloe* sp. ; (16) *Gasteria lœvifolia* Haw. ; *G. picta* Haw. ; *G. obtusifolia* How. ; (17) *Alania acutissima* ; (18) *Lomandra longifolium* R. Br. ; (19) *Agapanthus umbellatus* L'Hérit. ; *A. canadensis* ; (20) *Allium Cepa* L. ; (21) *A. odorum* L. ; (22) *Nothoscordum fragrans* Kunth. ; (23) *Lilium candidum* L. ; *L. Davidii* Duck. ; (24) *Erythronium Dens canis* L. ; (25) *Tulipa Didieri* Jond. ; (26) *Fritillaria orientalis* Willd. ; (27) *Urginea* sp. ; (28) *Scilla bifolia* L. ; (29) *Ornithogalum umbellatum* L. ; *O. nutans* L. ; (30) *Drymiopsis maculata* Lindl. ; (31) *Puschkinia scilloides* Adams ; (32) *Hyacinthus orientalis* L. ; (33) *Brimeura amethystina* L. Salisb. ; (34) *Hyacinthella* ; (35) *Bellevalia* ; (36) *Muscari moschatum* Willd. ; (37) *Veltheimia viridiflora* Jack. ; (38) *Yucca flexilis* Carr. ; (39) *Dracaena* sp. ; (40) *Asparagus trichophyllus* Bunje ; *A. verticillatus* L. ; (41) *Ruscus aculeatus* L. ; (42) *Polygonatum officinale* L. ; (43) *Disporum pulum* Salisb. ; (44) *Convallaria majalis* L. ; (45) *Aspidistra elatior* Brume ; (46) *Paris quadrifolia* L. ; (47) *Trillium grandiflorum* ; (48) *Sansevieria* sp. ; (49) *Smilax excelsa* Duham.

suivant les cas considérés. Enfin, *Sansevieria* possède des noyaux aréticulés à euchromocentres.

Dans le diagramme VIII est représentée la répartition des divers types de structures nucléaires chez les Amaryllidacées, Dioscoréacées, Iridacées. Les espèces qui ont été observées sont peu nombreuses, mais on peut néanmoins faire quelques remarques. Tout d'abord, notons que les deux Dioscoréacées étudiées, *Tamus communis* et *Dios-*

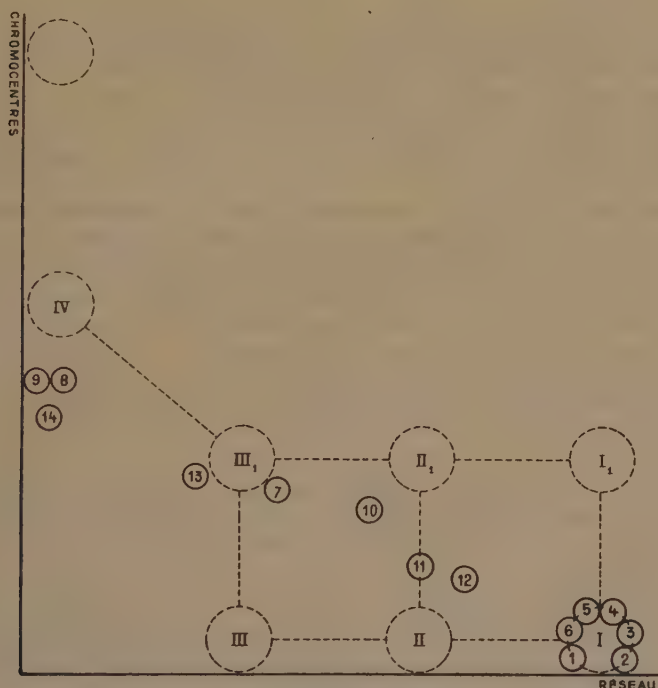


Diagramme VIII : Amaryllidacées, Dioscoréacées, Iridacées.

Amaryllidacées. — (1) *Clivia* sp. ; (2) *Galanthus nivalis* L. ; (3) *Leucojum vernum* L. ; (4) *Sternbergia lutea* Orph. ; (5) *Crinum asiaticum* L. ; (6) *Narcissus pseudo-Narcissus* L. ; *N. poeticus* L. ; (7) *Agave* sp. ; **Dioscoréacées.** — (8) *Dioscorea villosa* L. ; (9) *Tamus communis* L. ; **Iridacées.** — (10) *Crocus Thomasianus* ; (11) *Iris* (7 espèces) ; (12) *Sisyrinchium iridifolium* H. B. ; (13) *Gladiolus communis* L. ; (14) *Freesia refracta* Klatt.

corea villosa ont des noyaux à euchromocentres, organisation nucléaire qui paraît rare chez les Liliiflorées. Au contraire, toutes les Amaryllidacées observées (sauf *Agave* et probablement *Beschorneria* dont le noyau a été décrit par M^{me} KÆRPERICH) ont des noyaux euréticulés, et il est certain que ce type (avec ou sans chromocentres) doit exister aussi dans de nombreux genres que nous n'avons pas examinés mais qui possèdent des chromosomes longs.

Chez les Iridacées, les espèces qui ont été observées ont, dans l'ensemble, des noyaux moins chromatiques que ceux des Amaryllidacées.

HUTCHINSON réunit dans une même famille, les Agavacées, certains genres rangés par d'autres auteurs chez les Amaryllidacées; ainsi *Yucca*, *Dracaena*, *Sansevieria*, *Agave* (1), *Beschorneria*, *Phormium* sont dans ce cas. Il est intéressant de constater qu'à part *Dracaena* (2) ces genres s'éloignent par leurs caractères caryologiques de la plupart des Amaryllidacées et des Liliacées dont les noyaux sont réticulés et euréticulés, par des structures nucléaires se rattachant, malgré une assez grande variété de détails aux types semi-réticulé ou aréticulé euchromocentrique (*Sansevieria*). Remarquons que DARLINGTON et JANAKI-AMMAL, dans leur Atlas des chromosomes des plantes cultivées (1945), suivent, sur ce point, la classification de HUTCHINSON; les différents genres rangés parmi les Agavacées présentent, dans leur ensemble, des nombres de base plus élevés ($x = 19-30$) que ceux trouvés habituellement chez les Liliacées ($x = 4, 6, 8... 19$) et Amaryllidacées ($x = 6, 7, 8... 23$).

HUTCHINSON (1934) sépare aussi des Liliacées, *Agapanthus* et *Allium* qu'il rattache aux Amaryllidacées, à cause de leurs inflorescences en ombelles. Ici, l'étude caryologique ne permet pas de préciser les affinités de ces deux genres, puisque leurs structures nucléaires se rattachent au type rencontré habituellement dans ces familles dont les ressemblances caryologiques sont indéniables (3).

SCITAMINÉES

Cannacées

Canna indica ($2n = 18$). — Noyaux semi-réticulés à chromocentres granuleux (une dizaine).

Marantacées

Maranta sp. — Noyaux aréticulés à euchromocentres : parfois, pendant l'interphase, certains d'entre eux peuvent s'unir deux à deux pour former des chromocentres collectifs compacts, beaucoup plus volumineux que les simples euchromocentres.

MICROSPERMÉES

Orchidacées

Les noyaux de différentes espèces, appartenant aux genres *Cypripedium*, *Cephalanthera*, *Limodorum*, *Vanilla*, *Listera*, *Neottia*, *Ophrys*, *Orchis*, *Loroglossum*, *Epipendrum*, *Cattleya*, *Dendrobium*, *Phalaenopsis*, *Vanda*, *Agracum*, ont été observées par M^{me} EFTIMIU-HEIM (1941).

(1) MAC KELVEY (1933) et GRANIK (1944) soulignent les ressemblances caryologiques existant entre *Agave* et *Yucca*.

(2) L. *Dracaena* (espèce non déterminée) que nous avons étudié possédait un noyau réticulé typique; aucune figure de mitose n'a été observée et aucun renseignement sur les chromosomes, leur nombre et leur taille n'a pu être obtenu.

(3) DARLINGTON et JANAKI AMMAL laissent Alliées et Agapanthées parmi les Liliacées.

Cet auteur y décrit des structures variées, réparties en cinq catégories, où le réseau est plus ou moins chromatique. Il n'y a pas coïncidence entre la répartition de ces types dans les différentes espèces et les grandes lignes de la classification systématique de ENGLER et DIELS. Cependant, les Orchidées terrestres possèdent toujours un réseau net, quoique d'importance variable, tandis que cet élément structural est peu distinct chez les espèces épiphytes ou les lianes.

ANGIOSPERMES, DICOTYLÉDONES, ARCHICHLAMYDÉES

VERTICILLATÉES

Casuarinacées

Casuarina distyla. — Noyaux très peu colorables ; fond paraissant légèrement structuré ; quelques euchromocentres de très petite taille.

PIPÉRALES

Saururacées

Saururus cernuus L. ($2n = 20$). — Noyaux semi-réticulés avec quelques chromocentres, peu nombreux dans les noyaux adultes (2-3), plus nombreux dans ceux encore proches de la télophase.

Pipéracées

Peperomia prostrata Hort. — Noyaux réticulés avec des plages plus chromatiques tendant parfois à former une calotte proximale.

Chloranthacées

Chloranthus officinalis Bl. — Noyaux semi-réticulés, à chromocentres composés généralement compacts.

SALICALES

Salicacées

Populus balsamifera L. ($2n = 58$). — Noyaux aréticulés ; enchylème dense paraissant non structuré ; euchromocentres de petite taille, en nombre inférieur à celui des chromosomes.

Salix caprea L. ($2n = 38$). — Noyaux à enchylème dense, non structuré ; euchromocentres de petite taille (une quinzaine).

JUGLANDALES

Juglandacées

Juglans regia L. ($2n = 32$). — Noyaux très peu chromatiques, probablement semi-réticulés ; quelques chromocentres (4-6).

Pterocarya fraxinifolia Lam. ($2n = 32$). — Même organisation nucléaire que l'espèce précédente.

FAGALES

Bétulacées

Corylées. *Carpinus Betulus* L. ($2n = 16$). — Noyaux moyennement chromatiques, réseau net mais peu colorable ; 6-8 chromocentres (type semi-réticulé tendant vers le type réticulé).

Corylus Avellana L. ($2n = 22$). — Noyaux très peu chromatiques ; type aréticulé ; quelques euchromocentres ponctiformes très petits (une douzaine au maximum, et souvent beaucoup moins, 2 ou 3).

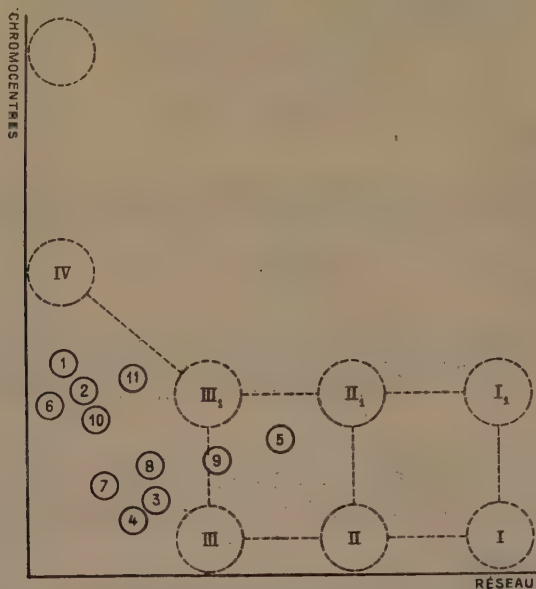


Diagramme IX.

Salicacées. — (1) *Populus balsamifera* L. ; (2) *Salix caprea* L. ; **Juglandacées.** — (3) *Juglans regia* L. ; (4) *Pterocarya fraxinifolia* Lam. ; **Bétulacées.** — (5) *Carpinus Betulus* L. ; (6) *Corylus Avellana* L. ; (7) *Betula verrucosa* Ehrh. ; (8) *Alnus glutinosa* Willd. ; **Fagacées.** — (9) *Fagus sylvatica* L. ; (10) *Castanea vulgaris* Lam. ; (11) *Quercus pedunculata* Ehrh.

Bétulées. *Betula verrucosa* Ehrh ($2n = 38$). — Noyaux peu chromatiques ; quelques chromocentres (réseau douteux).

Alnus glutinosa Willd. ($2n = 28$). — Noyaux semi-réticulés, quelques chromocentres (3-4).

Fagacées

Fagées. *Fagus sylvatica* L. ($2n = 22$). — Noyaux semi-réticulés ; 8-9 chromocentres.

Castanées. *Castanea vulgaris* Lam. ($2n = 22$). — Noyaux à enchylème assez dense, légèrement structuré, 10-15 euchromocentres.

Quercus pedunculata Ehrh. ($2n = 24$). — Noyaux à enchylème

assez dense, contenant des chromocentres de petite taille. Prophase avec filaments chromosomiques très allongés. Intermédiaire entre noyaux aréticulés et semi-réticulés du type *Solanum*.

Le diagramme nucléaire IX résume la répartition des différents types nucléaires chez les Salicacées, Juglandacées, Bétulacées, Fagacées. Toutes les espèces que nous avons observées ont des noyaux peu chromatiques avec des chromosomes courts (1,5 à 3 μ). Les chromocentres sont en général peu nombreux et diminuent dans une forte proportion dans les noyaux âgés. L'examen des télophases montre qu'ils correspondent habituellement à la région proximale des chromosomes.

URTICALES

Ulmacées

Ulmoïdées

Ulmus campestris L. (2 n = 28). — Noyaux assez chromatiques, intermédiaires entre la structure réticulée et semi-réticulée; chromocentres composés.

Celtidoïdées

Celtis longifolia Rafin. — Noyaux semi-réticulés avec trois ou quatre chromocentres granuleux de petite taille.

Moracées

Moroïdées

Morées. *Morus alba* L. (2 n = 28). — Noyaux semi-réticulés avec trois ou quatre chromocentres; réseau léger peu colorable.

Broussonétiées. *Broussonetia Kazinoki* Siebald (2 n = 26). — Existence probable d'un léger réseau peu colorable; chromocentres granuleux (en général une dizaine).

Artocarpoidées

Euartocarpées. *Cudrania tricuspidata*. — Noyaux bien chromatiques; aspect granuleux dû à la présence de nombreux petits chromocentres; chromosomes assez allongés, chacun donnant généralement naissance, à la télophase, à plusieurs chromocentres. Eléments filamenteux en interphase, plus ou moins nets, suivant les noyaux.

Ficées. *Ficus lutea* Vahl. — Noyaux aréticulés, une quinzaine de chromocentres bien nets (euchromocentres).

Cannaboidées

Cannabis sativa L. (2 n = 20). — Noyaux semi-réticulés à chromocentres proximaux.

Urticacées

Uréées. *Pilea Cadieri* Gagnepain et Guillaumin. — D'après HAMEL (1937), noyaux aréiculés à euchromocentres ; ($2n = 48$).

Urtica pilulifera L. ($2n = 24$). — Noyaux semi-réticulés à chromocentres granuleux, parfois collectifs.

Boehmériées. *Boehmeria nivea* L. ($2n = 28$). — Noyaux peu chromatiques : enchylème dense ; quelques petits euchromocentres peu nets et peu colorables ; chromosomes très courts et épais.

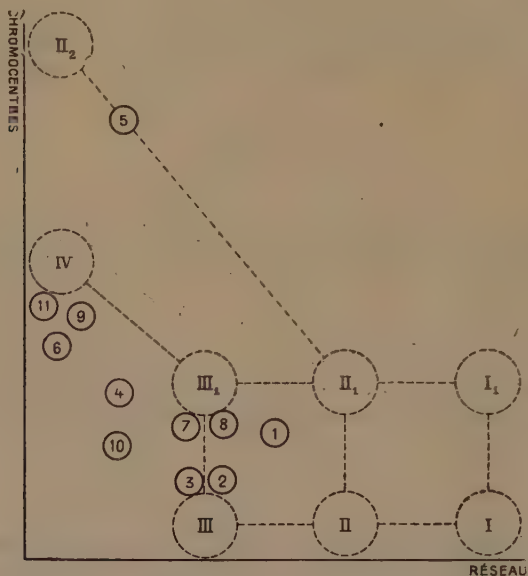


Diagramme X : Urticales.

Ulmacées. — (1) *Ulmus campestris* L. ; (2) *Celtis longifolia* Rafin ; **Moracées.** — (3) *Morus alba* L. ; (4) *Broussonetia Kazinoki* Siebald. ; (5) *Cudrania tricuspidata* ; (6) *Ficus lutea* Vahl. ; (7) *Cannabis sativa* L. ; **Urticacées.** — (8) *Urtica pilulifera* L. ; (9) *Pilea Cadieri* Gagnepain et Guillaumin ; (10) *Boehmeria nivea* L. ; (11) *Parietaria officinalis* L.

Pariétariées. *Parietaria officinalis* L. ($2n = 14$). — Noyaux aréiculés à euchromocentres restant tous en général visibles pendant l'interphase.

Le diagramme X résume les observations faites chez les Urticales.

ARISTOLOCHIALES

Aristolochiacées

Asarées. *Asarum europaeum* L. ($2n = 24$). — Noyaux bien chromatiques, réticulés à chromocentres composés structurés.

Aristolochiées. *Aristolochia* sp. — Noyaux aréiculés à euchromocentres (20-22). Nous avons compté $n = 14$ chromosomes à la métaphase méiotique.

BALANOPHORALES

Balanophoracées

Thonningia coccinea Wahl. ($2n = 36$). — D'après MANGENOT (1947), noyaux aréiculés à nombreux chromocentres (type *Pinus*), assez volumineux dans les tissus âgés.

POLYONALES

Polygonacées

Rumicoidées

Rumex acetosa L. ($2n = 14$). — Réseau fin, colorable en rose ; réparti de façon homogène dans tout l'espace nucléaire ; petits chromocentres ponctiformes (4-5).

Oxyria digyna Campd. ($2n = 14$). — Existence probable d'un léger réseau ; deux chromocentres granuleux bien nets sont situés de façon constante près du nucléole.

Polygonoidées

Fagopyrum esculentum Mönch. ($2n = 16$). — Noyaux réticulés : la région proximale des chromosomes restant plus fortement colorable pendant l'interphase (tendance à la formation d'une calotte ; 2-3 chromocentres granuleux distaux).

CENTROSPERMÉES

Chénopodiacées

Bétées. *Beta vulgaris* L. ($2n = 18$). — Noyaux à réseau fin, colorable en rose et réparti de façon homogène ; chromocentres granuleux.

Chenopodium album ($2n = 18$). — Noyaux à très léger réseau, peu colorable ; chromocentres de forme irrégulière, certains d'entre eux, assez allongés, correspondent à des portions importantes des chromosomes n'ayant pas subi les transformations catachromasiques.

Atriplicées. *Atriplex rosea* L. — Noyaux intermédiaires entre les types semi-réticulé et réticulé ; réseau fin, régulier, colorable en rose ; quelques petits chromocentres.

Spinacia oleracea L. ($2n = 12$). — Noyaux semi-réticulés à chromocentres granuleux proximaux.

Salsolées. *Salsola Kali* L. ($2n = 16$). — Noyaux intermédiaires entre les types semi-réticulé et réticulé ; réseau fin et régulier colorable en rose ; quelques petits chromocentres.

Caryophyllacées

Silénoïdées

Un certain nombre d'espèces appartenant aux genres *Cucubalus*, *Lychnis*, *Viscaria*, *Melandrium*, *Silene*, *Heliosperma*, *Drypis*, *Saponaria*, *Vaccaria*, *Agrostemma*, *Gypsophila*, *Tunica*, *Dianthus*, ont été étudiées caryologiquement par FAVARGER (1946). Cet auteur, qui a utilisé notre système de classification, a constaté qu'aux chromosomes longs correspondent des noyaux euréticulés et réticulés, tandis que les noyaux semi-réticulés sont en rapport avec des chromosomes courts. Il pense, d'autre part, que l'évolution chez les Silénoïdées s'est faite par réduction du nombre des carpelles en allant des Lychnidées aux Dianthées, parallèlement à une diminution de taille des chromosomes. De plus, en se basant sur des caractères caryologiques, il précise la place systématique du genre *Drypis*, qui doit être rattaché aux Dianthées et non aux Lychnidées.

RANALES

Nymphéacées

Cabomboïdées

Cabomba caroliniana A. Gray ($2n = 24$). — Noyaux aréticulés à euchromocentres ponctiformes (15 à 20 au maximum, généralement beaucoup moins).

Nymphaïdées

Nupharées. *Nuphar advena* Ait. ($2n = 34$). — Noyaux semi-réticulés, à chromocentres collectifs plus ou moins compacts.

Eunymphaées. *Nymphaea alba* Presl. (Des nombres chromosomiques variés ont été comptés par différents auteurs ; $2n = 48, 52, 56$). — Noyaux semi-réticulés avec des chromocentres ponctiformes (une dizaine) ou quelques agglomérats chromatiques assez volumineux (chromocentres collectifs).

Nymphaea lotus L. ($2n = 56$). — D'après HEITZ (1932), noyaux semi-réticulés à chromocentres collectifs.

Euryalées. *Victoria regia* Lindl. ($2n = 20$). — D'après les descriptions de HEITZ (1932) et d'ARCHAMBAULT (1938), noyaux semi-réticulés à chromocentres collectifs.

Cératophyllacées

Ceratophyllum submersum L. ($2n = 24$). — Noyaux aréticulés à euchromocentres ponctiformes.

Renonculacées

Paeoniées. *Paeonia officinalis* L. ; ($2n = 32$) ; *P. Delavayi* Franch ($2n = 10$) ; *P. Moutan* Sims ($2n = 10$) ; *P. Veitchii* Lynch ($2n = 10$). — Noyaux euréticulés, 1-3 chromocentres.

Helléborées. *Caltha palustris* L. ($2n = 32$). — Noyaux euréticulés à chromocentres réticulés.

Trollius europaeus L. ($2n = 18$). — Noyaux euréticulés, tendance à la formation d'une calotte proximale.

Helleborus lividus L. ($2n = 32$). — Noyaux à réseau très chromatique légèrement plus colorable dans la région proximale ; quelques chromocentres proximaux de petite taille.

Helleborus foetidus L. ($2n = 32$). — Mêmes caractères nucléaires que l'espèce précédente, mais les chromocentres proximaux y sont plus volumineux et plus nombreux (6-8 bien marqués, quelques autres plus petits).

Eranthis hiemalis Salisb. ($2n = 16$). — Étudié par ARCHAMBAULT (1936) qui y décrit une masse de granulations de petite taille (chromomères liés par un réseau) et des chromocentres.

Nigella damascena L. ($2n = 12$) ; *Nigella arvensis* L. ($2n = 12$). — Noyaux euréticulés, avec quelques chromocentres granuleux ; très légère tendance à la formation d'une calotte proximale.

Isopyrum fumarioides L. ($2n = 14$). — Noyaux très peu chromatiques, fond nucléaire structuré ; des chromocentres sont visibles dans certains noyaux.

Coptis asplenifolia Salisb. — Noyaux très peu chromatiques, chromocentres en nombre variable (15 à 20), à contours parfois peu nets ; souvent un gros chromocentre collectif et plusieurs petits. Fond légèrement structuré.

Actaea cimicifuga L. — Noyaux euréticulés.

Aquilegia advena Hegel ($2n = 14$) ; *A. californica* A. Gray ; *A. vulgaris* L. ($2n = 14$). — Noyaux très peu chromatiques, euchromocentres granuleux en nombre légèrement inférieur à celui des chromosomes (une dizaine en général). Nous avons compté 14 chromosomes chez *A. californica*.

Delphinium Brunonianum Royle ($2n = 16$) ; *D. formosum* Boiss. ($2n = 32$) ; *D. elatum* Willd ($2n = 32$). — Noyaux réticulés à calotte ; ou à chromocentres collectifs en larges plages.

Aconitum Lycoctonum L. ; *A. variegatum* L. ($2n = 24$). — Noyaux très chromatiques, intermédiaires entre les types euréticulé et réticulé avec plages plus chromatiques correspondant à la région proximale des chromosomes ; 2-3 chromocentres granuleux.

Anémonées. *Anemone pulsatilla* L. ($2n = 32$) ; *A. pulsatilla* Halleri Willd. ($2n = 32$) ; *A. hepatica* L. ($2n = 14$) ; *A. virginiana* L. ($2n = 16$). — Noyaux euréticulés ; quelques chromocentres granuleux.

Clematis viticella D. C. — Noyaux euréticulés : quelques petits chromocentres.

Myosorus minimus L. ($2n = 16$). — Noyaux réticulés.

Ranunculus acris L. ($2n = 14$) ; *R. auricomus* L. ($2n = 16$) ; *R. Vilarsii* D. C. ($2n = 14$) ; *R. ficaria* L. ($2n = 32$). — Noyaux euréticulés avec 2-3 chromocentres granuleux.

R. aquatilis L. ($2n = 32$). — Noyaux réticulés, tendance à la formation d'une calotte.

Thalictrum aquilegifolium L. ($2n = 14$). — D'après HEITZ, noyaux aréticulés à euchromocentres.

T. Fendleri Engelm. ($2n = 28$) ; *T. majus* Dum. ($2n = 28$) ; *T. glaucum* Sieber ($2n = 28$) ; *T. polygamum* Muhl. — Noyaux peu chro-

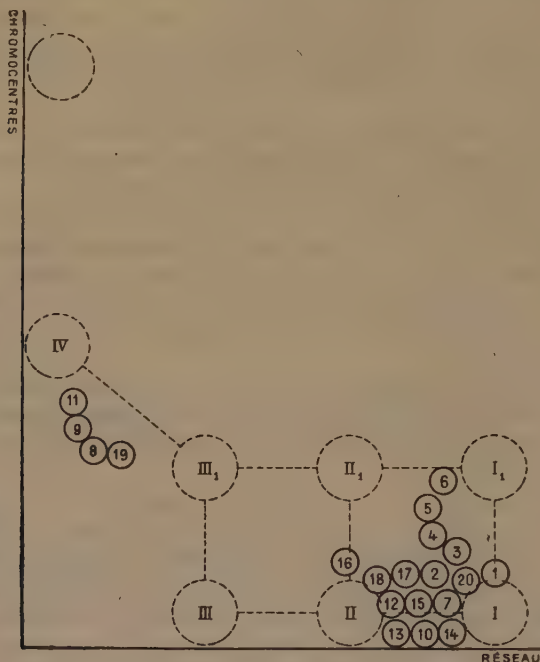


Diagramme nucléaire XI : Renonculacées.

- (1) *Paeonia officinalis* L. ; *P. Delavayi* Franch. ; *P. Moutan* Sims ; *P. Veitchii* Lynch ; (2) *Caltha palustris* L. ; (3) *Trollius europæus* L. ; (4) *Helleborus lividus* L. ; (5) *Helleborus foetidus* L. ; (6) *Eranthis hiemalis* Salisb. ; (7) *Nigella damascena* L. ; *N. arvensis* L. ; (8) *Isopyrum fumarioides* ; (9) *Coptis asplenifolia* Salisb. ; (10) *Actæa Cimicifuga* L. ; (11) *Aquilegia advena* Regel. ; *A. californica* A. Gray ; *A. vulgaris* L. ; (12) *Delphinium Brunonianum* Royle ; *D. formosum* Boiss. ; *D. elatum* Willd. ; (13) *Aconitum Lycoctonum* L. ; *A. variegatum* L. ; (14) *Anemone pulsatilla* L. ; *A. pulsatilla Halleri* Willd. ; *A. hepatica* L. ; *A. virginiana* L. ; (15) *Clematis viticella* D. C. ; (16) *Myosurus minimus* L. ; (17) *Ranunculus acris* L. ; *R. auricomus* L. ; *R. Villarsii* D. C. ; *R. ficaria* L. ; (18) *Ranunculus aquatilis* L. ; (19) *Thalictrum Fendleri* Engelm. ; *T. majus* Dum. ; *T. glaucum* Sieber ; *T. polygamum* Muhl. ; (20) *Adonis autumnalis* L.

matiques à chromocentres granuleux ; fond nettement structuré ; télophases du type euchromocentrique ; pendant l'interphase le nombre des chromocentres diminue fortement ; souvent, parmi eux, on en observe un ou deux plus volumineux (chromocentres collectifs compacts) que les autres.

Adonis autumnalis L. ($2n = 32$). — Noyaux euréticulés sans chromocentres.

CONSIDÉRATIONS RELATIVES AUX STRUCTURES NUCLÉAIRES
CHEZ LES RENONCULACÉES

L'examen du diagramme nucléaire XI montre qu'au point de vue caryologique les Renonculacées se divisent en deux groupes :

1^o Des espèces à noyaux très chromatiques, euréticulés ou réticulés, contenant parfois des chromocentres, décrits chez *Pæonia*, *Caltha*, *Trollius*, *Helleborus*, *Eranthis*, *Nigella*, *Delphinium*, *Aconitum*, *Anemone*, *Clematis*, *Ranunculus*, *Adonis*, *Myosurus*.

2^o Des espèces à noyaux pauvres en chromatine, intermédiaires entre les types aréticulés (*Aquilegia*) et semi-réticulés (*Thalictrum*) contenant des chromocentres granuleux qui correspondent aux régions proximales des chromosomes (euchromocentres) décrits chez *Aquilegia*, *Isopyrum*, *Coptis* et *Thalictrum*.

Au point de vue chromosomique, la famille des Renonculacées a été étudiée surtout par LANGLET (1927-1932) ; les résultats obtenus par cet auteur concordent tout à fait avec les nôtres. Il distingue deux types de garnitures chromosomiques : le type *Ranunculus* à chromosomes longs et le type *Thalictrum* à chromosomes courts.

Tous les genres où nous avons observé des noyaux euréticulés et réticulés ont des chromosomes du type *Ranunculus* ; les nombres de base y sont généralement 8, parfois 6 (*Nigella*), rarement 7 (quelques espèces de *Ranunculus*, *Anemone*, *Hepatica*).

Les espèces à noyaux aréticulés ou semi-réticulés ont des chromosomes du type *Thalictrum* et des nombres chromosomiques de base égaux à 7 (*Aquilegia*, *Isopyrum*), ou 9 (*Coptis*).

La division systématique des Renonculacées en tribus est basée sur le nombre des ovules ; on admet que l'évolution s'est faite par réduction de ce nombre et que les Anémonées, à carpelles uniovulés, sont plus évoluées que les Paconiées et les Helléborées, à carpelles pluriovulés.

LANGLET, à la suite de son étude, propose de diviser plutôt les Renonculacées en deux sous-familles, les Thalictroïdées à chromosomes courts et les Renonculoidées à chromosomes longs. Dans chacune des deux sous-familles, la réduction du nombre des ovules a pu s'effectuer. Cette proposition nous paraît tout à fait intéressante.

Berbéridacées

Podophyllum peltatum L. ($2n = 16$). — Noyaux euréticulés.

Berberis vulgaris L. ($2n = 28$). — Noyaux réticulés.

Mahonia aquifolium Nutt. ($2n = 28$). — Noyaux réticulés.

Epimedium alpinum L. — Noyaux intermédiaires entre types euréticulé et réticulé.

Ménispermacées

Anamirtées. *Anamirta cocculus* (L.) Wight et Arn. ($2n = \text{ca. } 24$).

— Noyaux peu chromatiques ; euchromocentres en nombre inférieur à celui des chromosomes.

Cocculées. *Cocculus Thunbergii* D. C. — Noyaux aréticulés à euchromocentres.

Menispermum canadense L. ($2n = 52$). — Noyaux probablement semi-réticulés, chromocentres de petite taille. Dans les noyaux au repos, présence presque constante d'un chromocentre plus volumineux.

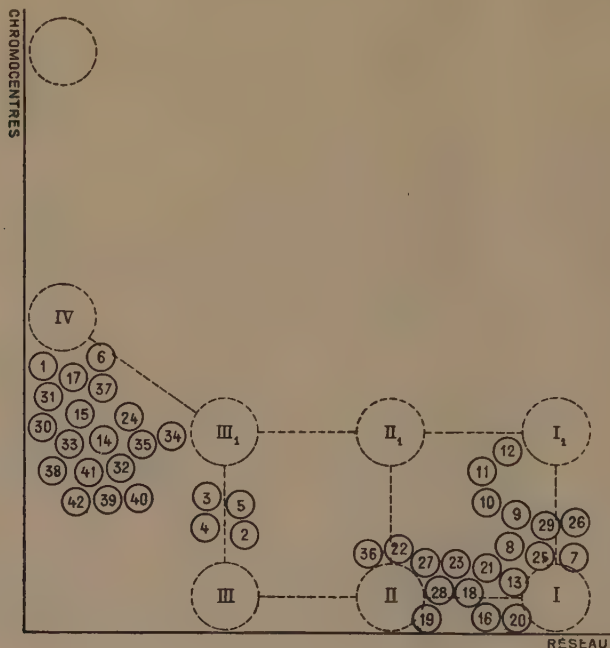


Diagramme nucléaire XII : Ranales.

Nymphéacées. — (1) *Cabomba caroliniana* A. Gray. ; (2) *Nuphar advena* Ait. ; (3) *Nymphaea alba* Presl. ; (4) *Nymphaea lotus* L. ; (5) *Victoria regia* Lindl. ; **Cératophyllacées.** — (6) *Ceratophyllum submersum* L. ; **Renonculacées.** — (7) *Paeonia officinalis* L. ; *P. Delavayi* Franch. ; *P. Moutan* Sims ; *P. Veitchii* Lynch ; (8) *Caltha palustris* L. ; (9) *Trollius europæus* L. ; (10) *Helleborus lividus* L. ; (11) *Helleborus fœtidus* L. ; (12) *Eranthis hiemalis* Salisb. ; (13) *Nigella damascena* L. ; *N. arvensis* L. ; (14) *Isopyrum fumarioides* ; (15) *Coptis asplenifolia* Salisb. ; (16) *Actæa Cimicifuga* L. ; (17) *Aquilegia advena* Regel. ; *A. californica* A. Gray ; *A. vulgaris* L. ; (18) *Delphinium Brunonianum* Royle ; *D. formosum* Boiss. ; *D. elatum* Willd. ; (19) *Aconitum Lycoctonum* L. ; *A. variegatum* L. ; (20) *Anemone pulsatilla* L. ; *A. pulsatilla* Halleri Willd. ; *A. hepatica* L. ; *A. virginiana* L. ; (21) *Clematis viticella* D. C. ; (22) *Myosurus minimus* L. ; (23) *Ranunculus acris* L. ; *R. auricomus* L. ; *R. Villarsii* D. C. ; *R. ficaria* L. ; (24) *Thalictrum Fendleri* Engelm. ; *T. majus* Dum. ; *T. glaucum* Sieber. ; *T. polygamum* Muhl. ; (25) *Adonis autumnalis* L. ; **Berberidacées.** — (26) *Podophyllum peltatum* L. ; (27) *Berberis vulgaris* L. ; (28) *Mahonia aquifolium* Nutt. ; (29) *Epimedium alpinum* L. ; **Ménispermacées.** — (30) *Anamirta cocculus* (L.) Wight et Arn. ; (31) *Cocculus Thunbergii* D. C. ; (32) *Menispermum canadense* L. ; (33) *Stephania rotunda* Lour. ; **Magnoliacées.** — (34) *Magnolia grandiflora* L. ; (35) *Liriodendron tulipifera* L. ; (36) *Illicium anisatum* L. ; **Calycanthacées.** — (37) *Calycanthus floridus* L. ; **Anonacées.** — (38) *Anona muricata* L. ; **Monimiacées.** — (39) *Pneumum Boldus* Mol. ; **Lauracées.** — (40) *Cinnamomum glandiferum* Meissn. ; (41) *Persea grandiflora* ; **Hernandiacées.** — (42) *Hernandia* sp.

Stephania rotunda Lour. — Noyaux très peu chromatiques, aréticulés, quelques euchromocentres.

Magnoliacées

Magnoliées. *Magnolia grandiflora* L. ($2n = 112$). — Noyaux semi-réticulés, chromocentres de forme irrégulière variable suivant les noyaux : tantôt ponctiformes, tantôt collectifs réticulés.

Liriodendron tulipifera L. ($2n = 38$). — Noyaux semi-réticulés, petits chromocentres en nombre variable suivant les noyaux.

Illiciées. *Illicium anisatum* L. ($2n = 28$). — Noyaux bien chromatiques, réticulés à calotte.

Calycanthacées

Calycanthus floridus L. ($2n = 22$) ; *C. laevigatus*. — D'après M^{me} DOUTRELIGNE (1933-1934), noyaux à euchromocentres.

Chimonanthus sp. — Noyaux à euchromocentres granuleux.

Anonacées

Anona muricata L. ($2n = 14$). — Noyaux très peu chromatiques, aréticulés, petits euchromocentres ponctiformes.

Monimiacées

Pneumus boldus Molina. — Fond nucléaire légèrement structuré ; quelques euchromocentres ponctiformes.

Lauracées

Persoidées

Cinnamomées. *Cinnamomum glandiferum* Meissn. — Fond nucléaire légèrement structuré ; petits chromocentres.

Persea grandiflora. — Noyaux peu chromatiques, aréticulés, quelques euchromocentres granuleux.

Hernandiacees

Hernandia sp. — Noyaux aréticulés à euchromocentres.

CONSIDÉRATIONS RELATIVES AUX STRUCTURES NUCLÉAIRES DES RANALES

Au point de vue caryologique les Ranales se séparent en deux groupes (diagramme nucléaire XII).

Chez les Berbéridacées et chez les Renonculacées, pour la plupart herbacées, entre lesquelles il existe de grandes affinités, les mêmes types nucléaires (euréticulés et réticulés) sont les plus répandus. Ces types d'organisation nucléaire, riches en chromatine existent aussi chez les Alismacées (v. p. 107) famille ayant, de l'avis général, des affinités avec les Renonculacées.

Les plantes ligneuses étudiées possèdent presque toujours des noyaux peu chromatiques du type aréticulé à euchromocentres ou semi-réticulés (font exception : *Illicium*, *Berberis*, *Mahonia*).

A ce même ensemble se rattachent les Nymphéacées et Cératophyllacées, qui ont des caractères primitifs, des chromosomes de petite taille et des noyaux pauvres en chromatine, semi-réticulés ou aréticulés.

RHOÉADALES

Papavéracées

Chez différentes espèces appartenant aux genres *Hypercium*, *Platystemon*, *Escholtzia*, *Chelidonium*, *Sanguinaria*, *Bocconia*, *Glaucium*, *Rœmeria*, *Meconopsis*, *Argemone*, *Papaver*, M^{lle} JOUVENEL-MARCILLAC (1942) a décrit un réseau d'importance variable suivant les cas.

Capparidacées

Des noyaux aréticulés à euchromocentres ont été décrits dans trois espèces du genre *Capparis* (EICHORN, 1937).

Crucifères

Des noyaux aréticulés à prochromosomes ont été décrits chez *Cochlearia* (EICHORN, 1935), *Sinapis* (EICHORN, 1933), *Brassica* (GUILLERMOND et GAUTHERET, 1937; M^{lle} JOUVENEL-MARCILLAC, 1939), *Crambe* (EICHORN, 1937; de LITARDIÈRE et DOULAT, 1942.) (1).

ROSALES

Crassulacées

Sedum Telephium L. ($2n = 36$). — Noyaux semi-réticulés; 8 à 10 chromocentres dont un ou deux sont plus volumineux (chromocentres collectifs).

Platanacées

Platanus orientalis L. ($2n = 16$). — Noyaux semi-réticulés à chromocentres ponctiformes.

Rosacées

Spiréoidées

Spiréées. *Spirea chamaedryfolia* L. ($2n = 18$). — Structure nucléaire intermédiaire entre les types semi-réticulé et aréticulé; 2-5 chromocentres.

Aruncus sylvester Kostel ($2n = 18$). — Structure nucléaire intermédiaire entre les types semi-réticulé et aréticulé; 6-8 chromocentres.

(1) Ces derniers décrivent dans le noyau de *Crambe maritima* des euchromocentres hétéromorphes.

Pomoidées

Pomariées. *Cotoneaster* sp. — Noyaux semi-réticulés à chromocentres ponctiformes plus ou moins nombreux (10-20) ; certains d'entre eux pouvant s'agglomérer en chromocentres composés (parfois un ou deux chromocentres plus volumineux).

Cydonia japonica Pers (2 n = 34); *C. cathayensis* Hemsl. (2 n = 34). — Noyaux semi-réticulés à chromocentres ponctiformes plus ou moins nombreux (10-18) ; certains d'entre eux s'agglomèrent en chromocentres composés (2-3).

Pirus communis L. (2 n = 34) ; *P. nivalis* Jacq. (2 n = 34). — Noyaux semi-réticulés à chromocentres ponctiformes (6-10) ; réseau plus net chez la deuxième espèce.

Malus baccata Borkh. (2 n = 34). — Noyaux semi-réticulés à chromocentres de petite taille (8-18).

Crataegus oxyacantha L. (2 n = 34). — Existence probable d'un léger réseau (noyaux semi-réticulés) ; 6-10 chromocentres.

Mespilus germanica L. (2 n = 34). — Noyaux semi-réticulés ; 8-12 chromocentres ponctiformes.

Crataegomespilus. — Noyaux semi-réticulés ; 8-10 chromocentres granuleux.

Rosoidées

Kerriées. *Kerria japonica* DC. (2 n = 18). — Noyaux semi-réticulés (tendant vers le type aréticulé) ; rares chromocentres.

Potentillées. *Fragaria vesca* L. (2 n = 14). — Noyaux semi-réticulés ; quelques chromocentres.

Duchesnea indica Andr. (2 n = 42). — Noyaux semi-réticulés ; rares chromocentres (8-10) ; assez souvent, plages réticulées plus chromatiques que l'ensemble (chromocentres collectifs).

Potentilla argentea L. (2 n = 14) ; *P. rupestris* (2 n = 16). — Noyaux semi-réticulés tendant vers le type aréticulé ; rares chromocentres (2-3 assez volumineux chez *P. rupestris* ; 4-5 très petits chez *P. argentea*).

Rubus radicans Cav. — Noyaux semi-réticulés (tendant vers le type aréticulé) ; quelques chromocentres.

Geum urbanum L. (2 n = 42) ; *G. coccineum* Lindl. (2 n = 42). — Noyaux semi-réticulés ; chromocentres ponctiformes, pouvant former des chromocentres collectifs.

Dryas octopetala L. (2 n = 18). — Fond nucléaire légèrement structuré ; quelques euchromocentres (3-7).

Sanguisorbées. *Agrimonia odorata* Mill. (2 n = 56). — Noyaux à réseau net, colorable en rose ; une douzaine de chromocentres au maximum.

Poterium sanguisorba = *Sanguisorba officinalis* L. (2 n = 28). — Noyaux semi-réticulés, quelques chromocentres granuleux.

Margyricarpus setosus R. et Pav. — Noyaux semi-réticulés ; quelques petits chromocentres.

CONSIDÉRATIONS RELATIVES AUX STRUCTURES NUCLÉAIRES CHEZ LES ROSACÉES

Dans cette famille, la structure nucléaire paraît assez constante ; les espèces étudiées ont des noyaux peu chromatiques, contenant généralement un réseau peu colorable remplissant l'espace nucléaire de façon homogène. Le degré de chromaticité du réseau n'est pas le même dans toutes les espèces mais on va ainsi des noyaux presque aréticulés (fond nucléaire n'apparaissant pas complètement homogène, mais dont la structure n'est pas nette) comme chez *Prunus*, *Rosa*, *Aruncus*, à des noyaux presque réticulés (*Agrimonia*).

Dans ces différentes espèces, on observe aussi des chromocentres granuleux, de petite taille, qui correspondent à la région proximale des chromosomes. A la télophase il existe de nombreux chromocentres en nombre égal ou voisin du nombre chromosomique de l'espèce considérée. Leur nombre diminue ensuite fortement pendant l'interphase ; les filaments prophasiques sont assez allongés (dolichonema) et les chromosomes métaphasiques sont courts ($2\ \mu$ à $3\ \mu$ 5).

La famille des Rosacées, malgré la diversité qu'elle présente, notamment en ce qui concerne les caractères de l'appareil végétatif, est, du point de vue des structures nucléaires, beaucoup plus homogène que les autres grandes familles que nous avons étudiées.

Légumineuses

Dans un travail antérieur (1940), nous avons étudié les structures nucléaires d'un certain nombre d'espèces de Légumineuses. Depuis nous avons examiné à ce point de vue quelques espèces du genre *Vicia* (1). L'ensemble de ces observations, auxquelles s'ajoutent celles réalisées par d'autres auteurs, est résumé par le diagramme nucléaire XIV.

Les structures nucléaires observées vont du type aréticulé à euchromocentres au type réticulé, les noyaux pauvres ou moyennement riches en chromatine, à chromosomes courts, étant les plus fréquents.

(1) Le nombre et la position des chromocentres de *Vicia Faba* L. ($2n = 12$), *V. monanthos* Desf. ($2n = 14$), *V. hyrcanica* ($2n = 12$), *V. bithynica* ($2n = 14$), *V. Musquinez* ($2n = 14$), *V. lutea* L. ($2n = 14$), *V. calcarata* ($2n = 14$), ont été étudiés par HEITZ (1932). Ces caractères varient avec l'espèce considérée ; les noyaux y sont réticulés sauf chez *V. calcarata*, où d'après HEITZ le fond nucléaire homogène contient des euchromocentres.

Chez *Vicia gracilis* ($2n = 14$), *V. disperma* D.C. ($2n = 14$), *V. angustifolia* L. ($2n = 12$), nous avons observé un réseau bien chromatique, un peu plus colorable dans sa région proximale que dans sa partie distale ; il existe en outre quelques chromocentres granuleux, moins nombreux que chez *V. Faba*. Chez *V. calcarata*, il existe en même temps qu'un réseau net, mais moins colorable et moins dense que dans les espèces précédentes, des chromocentres proximaux assez volumineux ; l'examen des débuts de la prophase montre qu'il s'agit généralement de chromocentres collectifs, correspondant alors le plus souvent à deux chromosomes. Ce noyau se place en intermédiaire entre les types réticulé et semi-réticulé ; les chromosomes y sont légèrement plus courts ($4\ \mu$ à $5\ \mu$) que dans les autres espèces ($5\ \mu$ en moyenne).

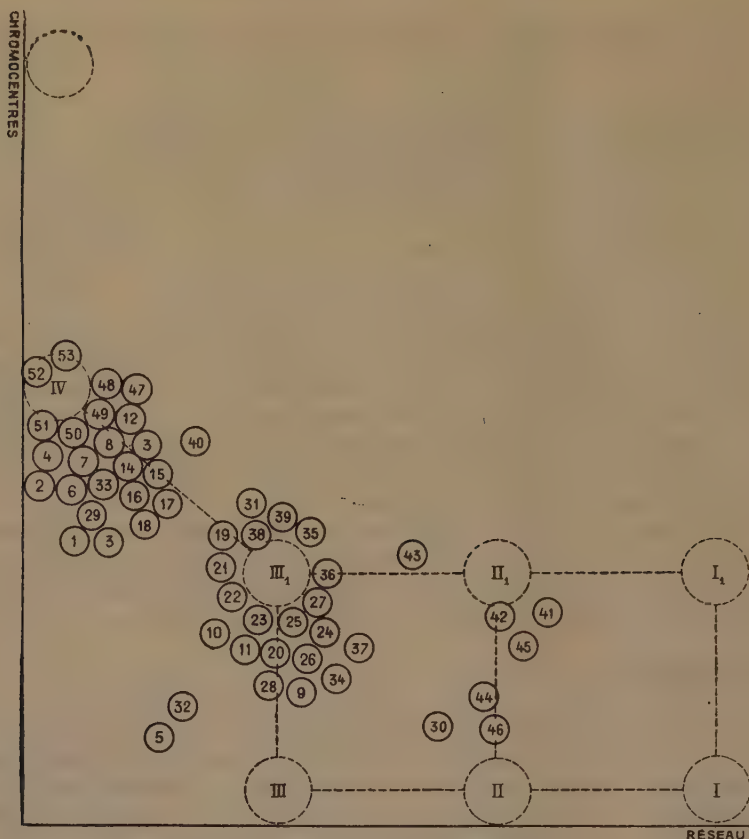


Diagramme nucléaire XIV : Légumineuses.

- (1) *Albizia Julibrissin* Durazz. ; (2) *Acacia* (8 espèces) ⁽¹⁾ ; (3) *Mimosa* sp. ; (4) *Cassia* sp. ; (5) *Ceratonia siliqua* L. ; (6) *Samanea Saman* (Willd.) Kurz. ⁽²⁾ ; (7) *Bauhinia monandra* Kurz (2) ; (8) *Delonix regia* Raf. ⁽³⁾ ; (9) *Sophora viciæ folia* Salisb. ; (10) *Baptisia australis* R. Br. ; (11) *Crotalaria incana* L. ; (12) *Lupinus albus* L. ; (13) *Spartium junceum* L. ; (14) *Genista tinctoria* L. ; (15) *Laburnum vulgare* Griseb. ; (16) *Calycotome spinosa* L. ; (17) *Ulex europæus* L. ; (18) *Cytisus* (2 espèces) ; (19) *Ononis rotundifolia* L. ; (20) *Trigonella Fœnum-græcum* L. ; (21) *Medicago Echinus* DC. ; (22) *Melilotus officinalis* Lam. ; (23) *Trifolium repens* L. ; (24) *Anthyllis tetraphylla* L. ; (25) *Hymenocarpus circinnatus* Savi. ; (26) *Securigera coronilla* D.C. ; (27) *Dorycnium suffruticosum* Will. ; (28) *Indigofera tinctoria* L. ; (29) *Psoralea bituminosa* L. ; (30) *Galega officinalis* L. ; (31) *Wisteria sinensis* Sweet. ; (32) *Colutea cruenta* Dryand. ; (33) *Glycyrrhiza echinata* L. ; (34) *Coronilla viminalis* L. ; (35) *Scorpiurus muricata* L. ; (36) *Hippocrepis unisiliquosa* L. ; (37) *Ornithopus sativus* Brot. ; (38) *Hedysarum obscurum* L. ; (39) *Onobrychis Caput-galli* Lam. ; (40) *Cicer arietinum* L. ; (41) *Vicia faba* L. ; (42) *Vicia disperma* D. C. ; *Vicia angustifolia* L. ; (43) *Vicia calcarata* Desf. ; (44) *Ervum Lens* L. ; (45) *Lathyrus Cicera* L. ; (46) *Pisum sativum* L. ; (47) *Abrus precatorius* L. ; (48) *Glycine soja* Sieb. ; (49) *Phaseolus vulgaris* L. ; (50) *Vigna ambacensis* Tehad ⁽³⁾ ; (51) *Voandzeia subterranea* Thouars ⁽³⁾ ; (52) *Canavalia gladiata* D. C. ⁽²⁾ ; (53) *Erytrina* (3 espèces) ⁽²⁾.

(1) D'après EICHORN (1938) et M^{lle} CHEVALIER (1945), noyaux à euchromocentres.

(2) D'après M^{lle} de POUQUES (1946), noyaux à euchromocentres.

(3) D'après M^{lles} DUSSEAU et MAGNANT (1941), noyaux à euchromocentres.

Les considérations que nous avons faites, relativement à la répartition des différents types nucléaires dans cette famille, sont encore valables, et nous allons les résumer brièvement ici.

Une certaine constance du type nucléaire existe dans différentes tribus des Papilionacées :

— Noyaux réticulés chez les Viciées.

— Noyaux semi-réticulés, tendant vers le type réticulé chez les Lotées et Hédysarées.

— Noyaux semi-réticulés à chromocentres chez les Trifoliées et les Sophorées.

— Noyaux aréticulés (ou presque) à euchromocentres chez les Génistées (à part *Crotalaria*), Phaséolées.

L'étude des caractères caryologiques permet de préciser la position systématique de divers genres : tout d'abord *Abrus* placé par les Systématiciens soit dans les Phaséolées, soit parmi les Viciées, se rapproche nettement des Phaséolées par son nombre chromosomique ($n = 11$) et par sa structure nucléaire, aréticulée à euchromocentres (1) ; ensuite *Cicer* qui, d'après POPOV, offre des affinités avec *Ononis* et *Vicia* et qui, par sa structure nucléaire et la taille de ses chromosomes, s'éloigne nettement des autres Viciées.

Si l'on examine l'ensemble des Légumineuses, on observe que les Mimosoïdées et les Césalpinioïdées, considérées comme primitives, ont des noyaux aréticulés à euchromocentres, tandis que chez les Papilionacées, plus évoluées, on trouve des structures nucléaires plus variées. A partir d'espèces possédant des noyaux aréticulés à euchromocentres, l'évolution a pu se faire au travers d'espèces chez lesquelles cette structure a été conservée (Génistées, Phaséolées), ou, au contraire, il a pu y avoir enrichissement du noyau en chromatine, et acquisition des structures semi-réticulée ou réticulée (Viciées) ou intermédiaire entre les deux (Trifoliées, Hédysarées, Lotées).

GÉRANIALES (2)

Euphorbiacées

Crotonoïdées

Acalyphées. *Mercurialis annua* L. (2 $n = 16$). — Noyaux aréticulés ; euchromocentres granuleux ; certains d'entre eux (2-3 par noyau en général), particulièrement volumineux sont formés par la coalescence de deux euchromocentres simples (3).

Ricinus communis L. (2 $n = 20$). — Noyaux aréticulés à euchromocentres (4).

(1) M^{lle} DE POUQUES (1946) se range aussi à cette opinion.

(2) Des noyaux de type euchromocentrique ont été décrits chez *Pelargonium zonale* L. Ait. (Géraniacée ; DO LAT, 1943) ; *Oxalis stricta* L. (Oxalidacée ; P. DANGEARD, 1937 ; DOULAT, 1943) ; *Tropaeolum majus* L. (Tropaeolacées ; DOULAT, 1943 ; dans cette espèce, P. DANGEARD décrit un léger réseau, 1941) ; *Linum usitatissimum* L. (Linacée ; A. BILQUEZ, 1945).

(3) Voir p. 31.

(4) Voir p. 23.

Euphorbiées. *Euphorbia xyllophylloides* Brongn. ; *E. esula* L. ; *E. virgata* Waldst et Kit. — Noyaux moyennement chromatiques ; fin réseau colorable en rose (type semi-réticulé) ; chromocentres granuleux, le plus souvent de petite taille, correspondant aux régions proximales des chromosomes ; formations collectives rares ; chromosomes courts (2 à 3 μ).

E. Pithyusa L. (2 n = 28). — Noyaux plus chromatiques que ceux des espèces précédentes : réseau violet clair (type réticulé), formant souvent des plages plus colorables (chromocentres collectifs réticulés).

E. antiquorum L. ; *E. denisiana* Guillaumin ; *E. drupifera* Thom. — Ces trois espèces ont des noyaux assez volumineux à chromocentres collectifs et à chromosomes longs (4 μ). Le degré général de chromaticité du noyau est élevé, ce qui est dû à la présence d'amas de chromatine fortement colorables, reliés entre eux plus ou moins nettement suivant les noyaux par des filaments peu chromatiques. La forme des chromocentres varie du reste suivant les espèces : chez *E. denisiana*, ils sont de forme irrégulière et sont vraisemblablement formés par des amas de chromosomes ou des portions de chromosomes restées à peu près inchangées à la télophase ; chez *E. antiquorum*, ils sont de forme ovoïde et plus compacts ; enfin, chez *E. drupifera*, ils sont plus petits et plus nombreux que dans les deux autres espèces.

E. nicaensis All. (2 n = 18, PERRY, 1943). — Noyaux très chromatiques, d'aspect granuleux à cause de la présence d'un nombre élevé de petits chromocentres ; éléments filamenteux plus ou moins importants suivant les noyaux.

E. characias L. (2 n = 20) ; *E. spinosa* L. — Noyaux très chromatiques ; chromosomes longs ; nombreux chromocentres granuleux assez gros ; pas d'éléments filamenteux (type *Pinus-Psilotum*).

Le genre Euphorbe comporte une grande quantité d'espèces, très variées. Dans une étude portant sur les chromosomes (nombre et taille) des Euphorbiacées, PERRY (1943) a observé dans ce genre une grande diversité des caractères chromosomiques suivant les espèces : taille variant de 2-3 μ à 10-12 μ ; (les plus longs chromosomes ayant été observés chez les plantes grasses où les tissus sont le plus charnus) ; nombres se répartissant en plusieurs séries aneuploïdes ou polyploïdes. Nos observations, bien que très restreintes, traduisent la même variété, en rapport avec des tailles différentes des chromosomes. La même organisation nucléaire peut être trouvée chez des espèces européennes (*E. esula*, *E. virgata*), et chez des espèces exotiques (*E. xyllophylloides*) à caractères xérophytiques. *E. antiquorum*, *E. denisiana* et *E. drupifera*, plantes grasses des Indes orientales (*E. antiquorum*) ou d'Afrique, ont la même organisation nucléaire. *E. nicaensis*, *E. characias*, où nous avons observé les plus longs chromosomes, sont des espèces méditerranéennes ; *E. spinosa* qui a la même structure nucléaire vit en Europe australe.

Buxacées**SAPINDALES**

Pachysandra terminalis Sieb. et Zucc. — Noyaux à réseau léger ; 7-8 chromocentres granuleux ; souvent l'un d'eux est plus volumineux que les autres (collectif).

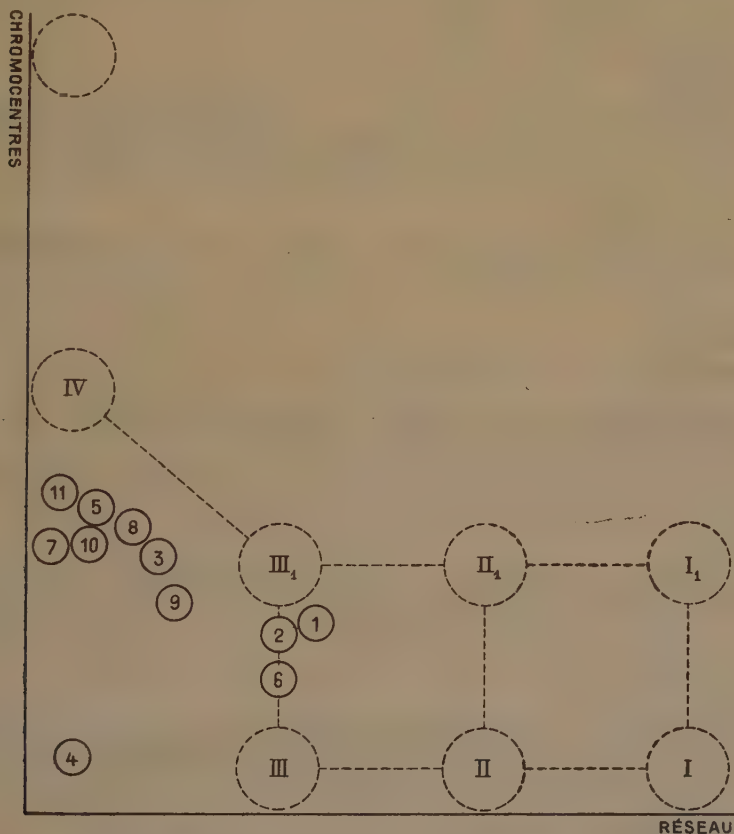


Diagramme nucléaire XV : Sapindales.

Buxacées. — (1) *Pachysandra terminalis* Sieb. et Zucc. ; (2) *Buxus sempervirens* L. ; **Aquifoliacées.** — (3) *Ilex aquifolium* L. ; **Célastracées.** — (4) *Evonymus japonicus* L. ; **Acéracées.** — (5) *Acer platanoides* L. ; **Hypocastanacées.** — (6) *Aesculus hippocastanum* L. ; **Sapindacées.** — (7) *Cardiospermum Halicacabum* L. ; (8) *Xanthoceras sorbifolia* Bunge ; (9) *Sapindus* sp. ; (10) *Koeleruteria paniculata* Laxm. ; **Basalminacées.** — (11) *Impatiens basalmiina*.

Buxus sempervirens L. ($2n = 28$). — Noyaux semi-réticulés ; une quinzaine de chromocentres granuleux.

Aquifoliacées

Ilex aquifolium L. ($2n = 40$). — Structure nucléaire intermédiaire entre les types aréticulé et semi-réticulé ; chromocentres (20 à 30)

granuleux ou de formes variables. Fond nucléaire nettement structuré dans certains noyaux.

Célastracées

Evonymus japonicus L. ($2n = 32$). — Noyaux aréticulés : euchromocentres granuleux en petit nombre (2-3).

Acéracées

Acer platanoides L. ($2n = 26$). — Noyaux aréticulés à euchromocentres en nombre légèrement inférieur à celui des chromosomes.

Hippocastanacées

Aesculus Hippocastanum L. ($2n = 40$). — Noyaux semi-réticulés : 6-10 chromocentres granuleux.

Sapindacées

Paulliniées

Eupaulliniées. *Cardiospermum Halicacabum* L. ($2n = 22$). — Noyaux aréticulés ; 12-15 euchromocentres.

Harpulliées. *Xanthoceras sorbifolia* Bunge. — Fond nucléaire légèrement structuré ; petits euchromocentres de forme irrégulière (12 à 20).

Sapindées. *Sapindus* sp. — Noyaux intermédiaires entre les types aréticulés et semi-réticulés ; chromocentres de taille variable ; souvent 2 ou 3 gros et une dizaine de petits.

Dyssapindacées

Koelreutériées. *Koelreuteria paniculata* Laxm. ($2n = 30$). (Étudié aussi par EICHORN et FRANQUET ; 1936). Noyaux aréticulés à euchromocentres granuleux (15-20 en général).

Balsaminacées

Impatiens balsamina ($2n = 14$). D'après GRÉGOIRE (1931), noyaux aréticulés à euchromocentres. (Étudié aussi par SCHAEDE, 1935) (1).

Les observations faites sur les noyaux des Sapindales sont résumées par le diagramme XV. Toutes les espèces que nous avons étudiées possèdent des noyaux peu chromatiques, aréticulés à euchromocentres ou semi-réticulés à chromocentres proximaux granuleux. Les chromosomes y sont toujours courts (2 à 3 μ).

(1) D'après HEITZ (1929). *Impatiens sultani*, *I. Petersiana*, *I. Holetsii*, les chromocentres sont beaucoup plus nombreux que les chromosomes.

MALVALES

Elaéocarpacées

Aristotéliées. *Aristotelia maqui* L'Hérit. — Noyaux aréticulés, petits chromocentres ponctiformes (une vingtaine au maximum).

Tiliacées

Tiliées. *Sparmannia africana* L. — Noyaux semi-réticulés ; chromocentres collectifs réticulés ou compacts correspondant à la région proximale des chromosomes.

Tilia tomentosa Moench ($2n = \text{ca. } 80$). — Noyaux semi-réticulés, quelques petits chromocentres ponctiformes, et, parfois, un chromocentre collectif, non compact, relativement volumineux.

Malvacées

Malopées. *Malope trifida* L. ($2n = 44$). — Noyaux aréticulés à euchromocentres.

Malvées. *Lavatera olbia* L. ($2n = 42$). — Noyaux à réseau bien colorable ; 3-4 chromocentres (intermédiaire entre les types réticulé et semi-réticulé).

L. cachemiriana Cambess. ($2n = 44$). — Structure nucléaire voisine de celle de l'espèce précédente, en différant par un nombre plus élevé de chromocentres (8-12).

L. trimestris L. ($2n = 14$). — Réseau moins colorable que dans les espèces précédentes (type semi-réticulé) ; chromocentres granuleux proximaux assez volumineux.

L. arborea L. ($2n = 44$). — Noyaux aréticulés à euchromocentres de petite taille.

Althaea officinalis L. ($2n = 42$). — Noyaux intermédiaires entre les types semi-réticulé et réticulé, petits chromocentres ponctiformes (14-20).

A. sulphurea Boiss. ($2n = 42$) ; *A. rosea* Cav. ($2n = 42$). — Noyaux à fond légèrement structuré (plus nettement chez *A. sulphurea*) ; ces éléments structuraux s'accroissant au début de la prophase, donnant de fins filaments très allongés ; euchromocentres granuleux.

Malva parviflora L. ($2n = 40-42$) ; *M. sylvestris* L. ($2n = 42$) ; *M. crispa* L. ($2n = \text{ca. } 112$). — Noyaux aréticulés à euchromocentres, plus petits chez *M. parviflora* que dans les deux autres espèces.

M. moschata L. ($2n = 40-44$). — Noyaux à fond légèrement structuré ; chromocentres de taille variée (souvent 1 ou 2 assez volumineux correspondant à 2 chromocentres simples).

Malvastrum limense Ball. ($2n = 30$). — Noyaux aréticulés, 10-15 chromocentres.

Sidinées. *Anoda hastata* Cav. ($2n = 30$) ; *A. parviflora* Cav. ($2n = 30$). — Noyau à réseau fin, colorable en rose ; chromocentres nombreux à la télophase ; chez *A. parviflora*, le réseau est un peu moins colorable.

Urénées. *Pavonia hastata* Cav. ($2n = 56$). — Noyaux aréticulés à euchromocentres.

Hibiscées. *Hibiscus Manihot* L. ($2n = 66$); *H. Gossypium* ($2n = 28$); *H. moschentos* L. — Noyaux aréticulés à euchromocentres. Chez *H. gossypium*, fond légèrement structuré (tendance à la formation d'un léger réticulum).

H. syriacus L. ($2n = 80-84$). — Noyaux semi-réticulés; rares chromocentres ponctiformes ou un seul de grande taille (collectif) (1).

Gossypium sp. — D'après EICHORN (1934), noyaux aréticulés à chromocentres plus nombreux que les chromosomes.

G. herbaceum ($2n = 26$). — D'après M^{me} DOUTRELIGNE (1939), noyaux aréticulés à euchromocentres (10 à 18 visibles pendant l'interphase).

Stereuliacées

Dombeyées. *Dombeya spectabilis* Cordem. — D'après GAZET DU CHATELIER (1939), noyaux aréticulés à euchromocentres.

Sterculiées. *Sterculia platanifolia* L. ($2n = 40$). — D'après GAZET DU CHATELIER (1936-1939), noyaux aréticulés à euchromocentres.

Buttnériées. *Theobroma cacao* Gaertn. ($2n = 26$). Noyaux aréticulés à euchromocentres.

CONSIDÉRATIONS RELATIVES AUX STRUCTURES NUCLÉAIRES DES MALVALES

Les espèces étudiées appartenant à cet ordre ont des noyaux aréticulés à euchromocentres, passant à la structure semi-réticulée à euchromocentres proximaux et même presque au type réticulé (diagramme nucléaire XVI). Dans l'ensemble, Tiliacées, Sterculiacées et Malvacées ne présentent aucune différence essentielle en ce qui concerne l'organisation nucléaire.

Les Malvacées ont été l'objet de plusieurs études au point de vue chromosomique (DAVIE, 1933; SKOVSTED, 1935-1942). SKOVSTED, dans son dernier mémoire, montre que l'on y distingue plusieurs séries polyploïdes, de nombre de base 5, 6, 7, 11 et 13. D'après nos observations, il ne paraît pas y avoir de concordance entre ces diverses lignées et les différentes organisations nucléaires interphasiques.

L'examen de figures de métaphases somatiques données par les divers auteurs, montre qu'une grande partie des Malvacées possèdent des chromosomes courts ($2 \text{ à } 3 \mu$ 5), qui doivent correspondre chez la plupart des espèces à des noyaux quiescents semi-réticulés ou aréticulés à euchromocentres (2). Cependant, certaines espèces, non étudiées par nous, appartenant aux genres *Abutilon*, *Sphaeralcea*, *Modiola*,

(1) Voir p. 27.

(2) A l'anachromase, même chez les espèces à chromosomes très courts et à noyaux interphasiques aréticulés, les filaments prophasiques sont relativement très allongés.

miriana) en passant par un type semi-réticulé (*L. trimestris*). Cette diversité dans l'organisation nucléaire est en rapport avec des différences dans la taille des chromosomes : la longueur moyenne de ceux-ci étant de 3 μ chez *L. olbia* et *L. cachemiriana*, 2 μ chez *L. trimestris* et seulement 1 μ 5 à 2 μ chez *L. arborea* ; les nombres chromosomiques sont sensiblement les mêmes dans les trois espèces.

Chez *Althaea* (où les trois espèces étudiées ont 42 chromosomes), les faits ne se présentent pas exactement de la même façon ; il n'existe pratiquement pas de différence (plus exactement, la différence est extrêmement minime) entre la taille des chromosomes d'*A. rosea* et *A. sulphurea* (1,8 μ à 2,5 μ), qui possèdent des noyaux à euchromocentres et celle des chromosomes d'*A. officinalis* (2 μ à 2,5 μ), qui a des noyaux nettement plus chromatiques, appartenant presque au type réticulé.

PARIÉTALES

Violacées

Viola odorata (2n = 20). — D'après THÉRON (1939), noyaux aréticulés à prochromosomes.

Caricacées

Carica Papaya (2n = 18). — D'après EICHORN (1937), noyaux aréticulés à prochromosomes.

Loasacées

Des noyaux à euchromocentres ont été décrits par HAMEL (1938) chez des espèces appartenant aux genres *Gronovia*, *Loasa*, *Mentzelia*, *Blumenbachia* ; chez *Cajophora*, le noyau contient de nombreuses granulations de tailles variées (chromocentres et chromomères).

Datiscacées

Datisca cannabina L. — Noyaux aréticulés à euchromocentres.

Bégoniacées

Des noyaux à prochromosomes ont été décrits chez plusieurs espèces de *Begonia* par EICHORN (1937) et par HAMEL (1937).

MYRTIFLORES

Punicacées

Punica Granatum L. (2n = 16). — Noyaux aréticulés à euchromocentres peu nombreux dans les noyaux adultes (6-8), souvent 1 ou 2 beaucoup plus volumineux que les autres.

Myrtacées

Myrtinées. *Myrtus communis* L. (2n = 22). — Noyaux très peu chromatiques, aréticulés ; quelques euchromocentres.

Eugéninées. *Eugenia pardensis* Berg. ($2n = 22$). — Noyaux aréticulés à petits euchromocentres ponctiformes.

Leptospermées. *Callistemon linearifolius* DC. — Noyaux aréticulés ; quelques euchromocentres ponctiformes.

Eucalyptus sp. — Noyaux très peu chromatiques, aréticulés ; quelques petits chromocentres ponctiformes.

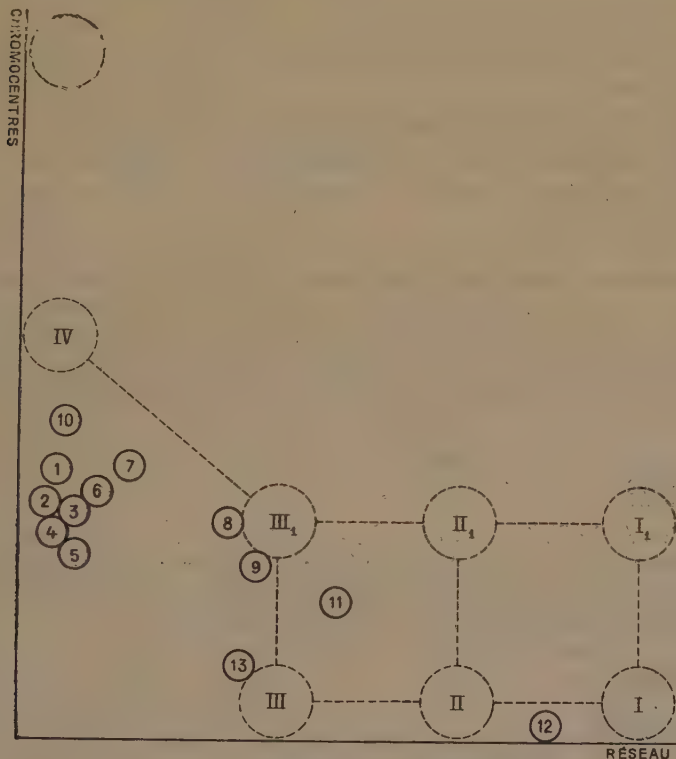


Diagramme nucléaire XVII : Myrtiflores.

- (1) *Punica Granatum* L. ; (2) *Myrtus communis* L. ; (3) *Eugenia pardensis* Berg. ; (4) *Callistemon linearifolius* D. C. ; (5) *Eucalyptus* sp. ; (6) *Ludwigia* sp. ; (7) *Epilobium montanum* L. ; (8) *Clarkia elegans* Douglas ; (9) *Oenothera biennis* L. ; (10) *Gaura biennis* L. ; (11) *Fuchsia* sp. ; (12) *Lopezia coronata* Andr. ; (13) *Circaea lutetiana* L.

Œnothéracées

Jussieuées. *Ludwigia* sp. Noyaux aréticulés ; 8-10 euchromocentres conservés à l'interphase.

Epilobiées. *Epilobium montanum* L. — Fond nucléaire légèrement structuré. Euchromocentres (environ 15 sont conservés pendant l'interphase).

Onagrées. *Clarkia elegans* Douglas ($2n = 18$). — Noyaux semi-réticulés ; chromocentres de petite taille et de forme irrégulière en nombre variable suivant les noyaux (une dizaine au maximum).

Oenothera biennis L. ($2n = 14$). — Noyaux semi-réticulés à chromocentres composés.

Gaurées. *Gaura biennis* L. — Noyaux aréticulés à euchromocentres (une quinzaine au maximum pendant l'interphase).

Fuchsiées. *Fuchsia* sp. — Noyaux à structure intermédiaire entre les types semi-réticulé et réticulé ; chromocentres composés de formes irrégulières.

Lopezées. *Lopezia coronata* Andr. ($2n = 22$). — Noyaux à structure intermédiaire entre les types euréticulé et réticulé.

Circaées. *Circaea lutetiana* L. ($2n = 22$). — Noyaux semi-réticulés ; 5-6 chromocentres.

Les espèces examinées appartenant à l'ordre des Myrtiflores (diagramme nucléaire XVII) ont, pour la plupart, des noyaux peu chromatiques, de structures aréticulée ou semi-aréticulée, et des chromosomes courts (2 à $3\ \mu$). Chez *Lopezia coronata*, au contraire, on observe des noyaux très chromatiques, à réseau dense et à chromosomes longs (4 à $5\ \mu$).

OMBELLIFLORÉES

Araliacées

Hedera helix L. ($2n = \text{ca. } 88$). — Noyaux intermédiaires entre les types semi-réticulé et réticulé (plus proches du premier type) ; une quinzaine de petits chromocentres de forme irrégulière et 1 à 3 chromocentres composés plus ou moins volumineux.

Ombellifères

Saniculoïdées

Saniculées. *Hacquetia epipactis* DC. ($2n = 16$). — Noyaux à réseau léger ; chromocentres correspondant à la région proximale des chromosomes, s'agglomérant parfois en chromocentres composés plus ou moins gros.

Astrantia major L. ($2n = 14$). — Noyaux sans réseau net (aréticulés) ; chromocentres souvent granuleux, parfois de forme irrégulière, certains d'entre eux pouvant s'agglomérer en chromocentres collectifs.

Eryngium amethystinum L. ($2n = 14$) ; *E. sanguisorba* Cham. ($2n = 16$). — Noyaux à réseau assez léger, mais bien net (intermédiaire entre le type réticulé et semi-réticulé) ; quelques gros chromocentres, le plus souvent granuleux, correspondant à la région proximale des chromosomes ; dans certains cas, deux de ces chromocentres se rapprochent pour donner une masse chromatique plus volumineuse que les autres.

Apioidées

Scandinicées. *Chaerophyllum temulum* L. — Noyaux réticulés à calotte ; pendant l'interphase, la région proximale des chromosomes tend à se résoudre en un certain nombre de chromocentres. Réduction des éléments filamenteux.

Anthriscus cerefolium Hoffm. ($2n = 18$). — D'après M^{me} DOUTRELIGNE (1933), noyaux aréticulés à euchromocentres.

Anthriscus vulgaris Bernh. ($2n = 18$). — Noyaux aréticulés tendant vers le type semi-réticulé, 8-10 chromocentres proximaux ; filaments prophasiques très allongés.

Scandix Pecten Veneris ($2n = 16$). — D'après M^{me} DOUTRELIGNE, noyaux aréticulés à euchromocentres.

S. balansae Rent. — Noyaux aréticulés à euchromocentres, quelques gros chromocentres correspondant aux parties proximales de deux chromosomes.

Torilis infesta Roth. ($2n = 12$). — Noyaux bien chromatiques ; chromocentres granuleux, les plus volumineux correspondant aux régions proximales des chromosomes ; éléments filamenteux réduits ; chromosomes assez courts (3 à 4 μ) et épais.

Coriandrées. *Coriandrum sativum* L. ($2n = 22$). — Noyaux à chromocentres collectifs, souvent compacts, parfois réunis en calotte, intermédiaires entre les types semi-réticulé et réticulé.

Bifora testiculata D. C. ($2n = 22$). — Noyaux réticulés avec chromocentres proximaux plus ou moins compacts (10-18), parfois collectifs.

Smyrniées. *Smyrniium perfoliatum* L. ($2n = 22$) ; *S. olusatrum* L. ($2n = 22$). — Noyaux très chromatiques ; calotte proximale beaucoup plus fortement colorée, formée, dans les noyaux âgés, de nombreux chromocentres granuleux dont une quinzaine sont assez volumineux.

Conium maculatum L. ($2n = 16$). — Noyaux réticulés à calotte.

Ammiinées. *Bupleurum rotundifolium* L. ($2n = 16$) ; *B. fruticosum* ($2n = 14$). — Noyaux aréticulés à euchromocentres dont le nombre et la taille varient avec les tissus (fond nucléaire légèrement structuré).

Bunium Bulbocastanum L. — Noyaux intermédiaires entre les types réticulé et euréticulé ; tendance à la formation d'une calotte proximale.

Falcaria vulgaris Bernh. ($2n = 22$). — Noyaux réticulés.

Carum Carvi ($2n = 22$). — Noyaux réticulés à calotte.

Pimpinella Saxifraga L. ($2n = 18$). — Noyaux très chromatiques, intermédiaires entre les types euréticulé et réticulé ; très légère tendance à la formation d'une calotte proximale.

Sium Sisarum L. ($2n = 20$). — Noyaux peu chromatiques ; existence probable d'un léger réseau coexistant avec des chromocentres granuleux, assez nombreux dans les noyaux jeunes, rares dans ceux des tissus différenciés ; présence fréquente de 2 ou 3 chromocentres collectifs compacts résultant de la coalescence de 2 chromocentres simples.

Seseli montanum Vis. ; *S. gummiferum* Pall. ($2n = 22$). — Noyaux à calotte proximale plus chromatique ; réseau colorable en rose ; 4-5 chromocentres granuleux.

Oenanthe pimpinelloides Sm. ($2n = 22$) ; *O. Phellandrium* Lam. — Noyaux aréiculés (cependant fond légèrement structuré) ; chromocentres granuleux, correspondant aux régions proximales des chromosomes (15-20).

Aethusa cynapium L. ($2n = 22$). — Noyaux à réseau léger, bien colorable dans les tissus méristématiques, calotte proximale plus chromatique. Dans les cellules qui ne se divisent plus, réseau peu colorable ; chromocentres de forme irrégulière souvent collectifs.

Foeniculum vulgare Mill. ($2n = 22$). — Noyaux réticulés à calotte ; la région proximale des chromosomes tend à former des chromocentres granuleux (10 à 15).

Anethum graveolens L. ($2n = 22$). — Noyaux à réseau léger ; petits chromocentres correspondant à la région proximale des chromosomes. Filaments prophasiques allongés rappelant ceux des noyaux réticulés à calotte.

Silaus flavescens Bernh. — Noyaux réticulés, tendance à la formation d'une calotte proximale, plus colorable. Nous y avons compté 22 chromosomes.

Peucedanéés. *Angelica sylvestris* L. ($n = 22$). — D'après M^{me} DOUTRELIGNE, noyaux aréiculés à euchromocentres.

Levisticum officinale Koch ($2n = 22$). — Noyaux d'aspect très granuleux ; chromocentres volumineux en nombre au moins égal au nombre chromosomique ; réduction des éléments filamenteux déroulés à l'interphase. Les chromocentres correspondent à la région proximale des chromosomes.

Peucedanum sativum Benth. ($2n = 22$) ; *P. Ostruthium*. — Noyaux réticulés à calotte.

Pastinaca sativa L. ($2n = 22$). — D'après M^{me} DOUTRELIGNE, noyaux réticulés à calotte.

Heracleum sphondylium L. — Réseau fin mais net ; chromocentres granuleux, correspondant aux régions proximales des chromosomes.

Tordylium maximum L. — Réseau léger, chromocentres assez volumineux dans les régions méristématiques ; plus petits dans les noyaux âgés.

Laserpitiées. *Laserpitium gallicum* L. — Noyaux réticulés à calotte.

Daucées. *Daucus Carota* L. ($2n = 18$). — D'après M^{me} DOUTRELIGNE, noyaux à euchromocentres.

Cornus Mas L. — Noyaux intermédiaires entre les structures semi-réticulée et réticulée ; chromocentres proximaux dont le nombre se réduit au cours de l'interphase.

Aucuba japonica Thunb. ($2n = 32$). — Noyaux réticulés à calotte.

CONSIDÉRATIONS RELATIVES AUX STRUCTURES NUCLÉAIRES OBSERVÉES CHEZ LES OMBELLIFLORÉES

Nous avons observé chez les Ombellifères des organisations nucléaires variées dont la plupart, malgré une grande différence dans le degré général de chromaticité du noyau, présentent un même caractère : la région proximale des chromosomes subit des transformations cataphoriques beaucoup moins poussées que les extrémités distales.

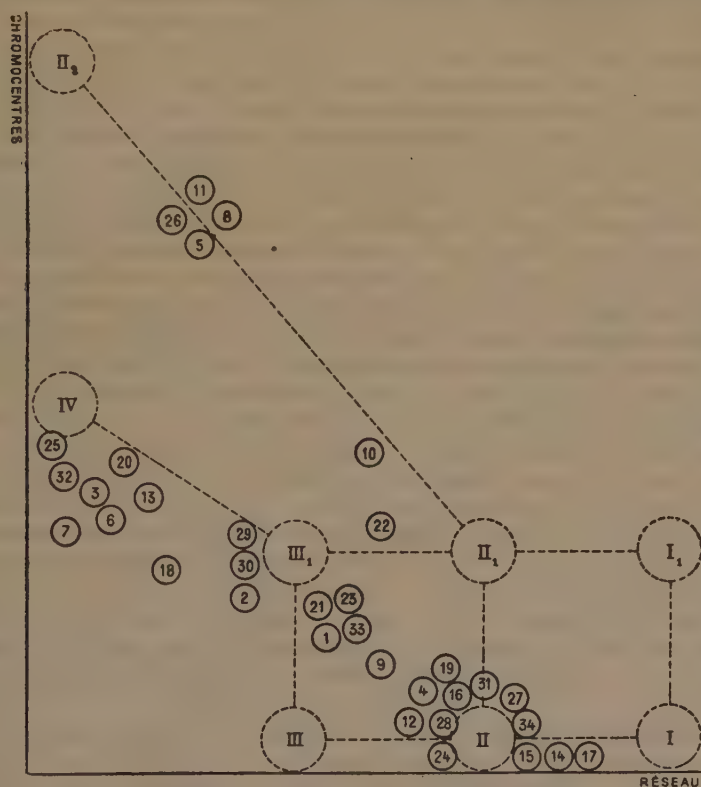


Diagramme nucléaire XVIII : Ombelliflorées.

- (1) *Hedera helix* L.; (2) *Hacquetia Epipactis* D. C.; (3) *Astrantia major* L.; (4) *Eringium amethystinum* L.; *E. Sanguisorba* Cham.; *E. alpinum* L.; (5) *Chærophyllum temulum* L.; (6) *Anthriscus vulgaris* Bernh.; (7) *Scandix balansa* Rent.; (8) *Torilis infesta* Roth.; (9) *Coriandrum sativum* L.; (10) *Bifora testiculata* D. C.; (11) *Smyrniun perfoliatum* L.; (12) *Conium maculatum* L.; (13) *Bupleurum rotundifolium* L.; (14) *Bunium Bulbocastanum* L.; (15) *Falcaria vulgaris* Bernh.; (16) *Carum Carvi* L.; (17) *Pimpinella Saxifraga* L.; (18) *Sium Sisarum* L.; (19) *Seseli montanum* Vis.; *S. gummiiferum* Pall.; (20) *Oenanthe pimpinelloides* Sm.; *O. Phellandrium* Lam.; (21) *Aethusa cynapium* L.; (22) *Fœniculum vulgare* Mill.; (23) *Anethum graveolens* L.; (24) *Silaus flavesceus* Bernh.; (25) *Angelica sylvestris* L.; (26) *Levisticum officinale* Koch.; (27) *Peucedanum sativum* Benth.; (28) *Pastinaca sativa* L.; (29) *Heracleum sphondylium* L.; (30) *Tordylium maximum* L.; (31) *Laserpitium gallicum* L.; (32) *Daucus Carota* L.; (33) *Cornus Mas* L.; (34) *Aucuba japonica* Thunb.

On trouve ainsi des termes de passage entre noyaux aréticulés à euchromocentres et noyaux à calotte.

Des noyaux aréticulés à euchromocentres, ou se rattachant à ce type (fond nucléaire parfois structuré; sans qu'on puisse y voir nettement un réseau), ont été décrits chez *Angelica*, *Daucus*, *Bupleurum*, *Anthriscus*, *Scandix*, *Astrantia*; les chromosomes y sont courts (2 à 3 μ); des chromocentres collectifs compacts peuvent se former comme c'est le cas chez *Scandix balansae*.

Très proches encore de cette organisation sont les noyaux semi-réticulés à chromocentres proximaux d'*Hacquetia*, *Heracleum*, *Tordylium*, où les chromosomes sont encore courts (2,5 à 3,5 μ). *Sium* du point de vue nucléaire se place entre ces deux ensembles. Chez *Aethusa*, *Anethum*, *Coriandrum*, on observe des noyaux un peu plus chromatiques à chromocentres fréquemment collectifs, et à filaments prophasiques souvent très allongés formant le passage vers les noyaux à calotte.

Les noyaux à calotte à chromosomes un peu plus grands (3 à 5 μ) sont fréquents chez les Ombellifères. (*Carum*, *Conium*, *Peucedanum*, *Pastinaca*, *Laserpitium*). De façon générale, dans la calotte proximale, la structure « réticulée » est fréquemment moins visible que chez *Hordeum vulgare*, les filaments chromonématiques restant assez empâtés, ce qui est probablement dû à une conservation plus grande de la substance matricielle. Assez souvent dans cette région il y a formation de chromocentres granuleux (*Seseli*, *Foeniculum*). Dans certains genres, (*Levisticum*, *Smyrnum*, *Torilis*, *Chaerophyllum*) ces chromocentres se multiplient et occupent une grande partie du chromosome; dans ce cas leur taille peut être assez variable, et les plus volumineux sont le résultat de la coalescence de deux ou trois autres. Sur notre diagramme nous avons placé les quatre genres qui présentent ce caractère sur une ligne joignant le type réticulé à chromocentres (au point de vue taille des chromosomes ils se rattachent plutôt à II qu'à I) au type aréticulé à nombreux chromocentres, car, en même temps que les chromocentres se multiplient, les éléments filamenteux des noyaux diminuent en importance et se décolorent plus fortement pendant l'interphase.

A côté de tous les types nucléaires envisagés où les chromosomes sont hétérochromatiques, au moins dans leur région distale, on observe des noyaux à réseau régulièrement réparti (*Falcaria*), ou bien dans lesquels le côté proximal des noyaux est à peine plus chromatique que la région distale (*Bunium*, *Pimpinella*).

Les chromosomes d'un nombre assez élevé d'espèces d'Ombellifères ont été comptés par divers auteurs (SCHULZ-GEBEL, 1930; WANSCHER, 1933); les nombres de base les plus fréquemment trouvés sont 8 et surtout 11; il y a peu d'espèces polyploïdes.

SCHULZ-GEBEL, qui a étudié la sous-famille des Apioïdées, considère qu'une branche principale de l'évolution des Ombellifères s'est faite avec $n = 11$, les espèces où $n = 8$ constituant une branche secondaire s'étant développée parallèlement. Pour WANSCHER (1933) le nombre de base primitif est 8, car c'est celui qui a été trouvé le plus

souvent chez les Hydrocotyloïdées et les Saniculoïdées, plus primitives que les Apioïdées où $n = 11$ est le plus souvent rencontré.

Les travaux dont nous venons de parler n'ont consisté qu'en des numérations chromosomiques, fréquemment effectuées pendant la méiose, et il n'a pas été tenu compte de la taille ou de la forme des chromosomes. Les observations que nous avons faites montrent qu'à un même nombre chromosomique ne correspondent pas, chez les Ombellifères, des caryotypes analogues. Ainsi pour $n = 11$ on a trouvé à la fois des noyaux à calotte à chromosomes assez longs (*Carum*, *Fœniculum*) et des noyaux aréiculés (ou presque) à euchromocentres, à chromosomes courts (*Oenanthe*). Des observations analogues peuvent être faites dans les espèces où $n = 8$. Notons cependant que pour $n = 11$, ou 10, on trouve 13 espèces à noyaux bien chromatiques (noyaux réticulés, à calotte, avec ou sans chromocentres) et seulement 5 à noyaux semi-réticulés ou aréiculés à euchromocentres. Inversement pour $n = 8$ (ou 7, 5) on trouve 5 espèces à noyaux peu chromatiques pour 3 à noyaux riches en chromatine (dont *Eryngium* qui se place plutôt en intermédiaire).

L'examen de la répartition de divers types nucléaires dans les divisions systématiques des Ombellifères montre que, dans une même tribu, ou même sous-tribu, coexistent en général des types nucléaires variés. Notons cependant que chez les Saniculées, deux genres sur trois ont des noyaux peu chromatiques semi-réticulés ou presque aréiculés, et que le troisième (*Eryngium*) n'a pas non plus des noyaux très « réticulés ». Rappelons que cette tribu est considérée comme primitive, et qu'*Eryngium* en est, à cause de ses inflorescences en capitule, le terme le plus évolué.

Les structures nucléaires observées chez les genres d'Araliacées et de Cornacées étudiés s'intègrent bien dans l'ensemble des Ombelliflorées.

ANGIOSPERMES DICOTYLÉDONES

MÉTACHLAMYDÉES

ERICALES

Ericacées

Erica carnea L. ($2n = 12$). — Noyaux peu chromatiques; fond légèrement structuré; chromocentres granuleux (7 à 10).

PRIMULALES

Primulacées

Lysimachiées. *Lysimachia numularis* L. ($2n = 34-36$). — Noyaux réticulés à plages plus chromatiques.

Anagallis arvensis L. ($2n = 40$). — Noyaux semi-réticulés à chromocentres (10 à 15); souvent un ou deux chromocentres collectifs formés par l'union de deux chromocentres simples.

Androsacées. *Primula rotundifolia* Wall. — Noyaux semi-réticulés ; réseau moins colorable que celui d'*Anagallis* ; souvent deux chromocentres, assez gros, granuleux, situés près du nucléole ; en plus, petits chromocentres de forme irrégulière, en nombre variable (0 à 10).

Primula officinalis. — Réseau moins net que dans l'espèce précédente ; chromocentres plus nombreux (10 à 20, dont 1 ou 2 plus volumineux que les autres).

ÉBÉNALES

Ebéacées

Diospyros Ebenum Koen. ($2n = 90$). — Noyaux semi-réticulés, rares chromocentres (2-3).

CONTORTÉES

Oléacées

Oléoïdées

Syringuées. *Forsythia* sp. — Structure nucléaire intermédiaire entre les types réticulé et semi-réticulé ; petits chromocentres (10-15).

Syringa vulgaris L. ($2n = 44$). — Même structure nucléaire que l'espèce précédente.

Oléées. *Phillyrea decora* Boiss. — Noyaux semi-réticulés ; quelques chromocentres (6-10).

Jasminoïdées

Jasminum nudiflorum Lindl. ($2n = 52$). — Noyaux semi-réticulés ; petits chromocentres ponctiformes (15 à 20).

Gentianacées

Gentianoïdées

Gentiana sp. — Noyaux semi-réticulés ; 10 à 20 chromocentres de forme granuleuse ou irrégulière, les plus gros d'entre eux étant composés.

Menyanthoïdées

Menyanthes trifoliata L. ($2n = 54$). — Noyaux semi-réticulés ; chromocentres granuleux, nombreux en télophase. Au cours de l'interphase leur nombre diminue tandis que le réseau devient plus net.

Limnanthemum peltatum Griseb. ($2n = 54$). — Même structure nucléaire que l'espèce précédente.

Apocynacées

Vinca minor L. ($2n = 46$). — Noyaux aréticulés ; 16 à 20 euchromocentres.

Apocynum androsaemifolium L. ($2n = 16$). — Noyaux aréticulés ; 5-6 euchromocentres de petite taille.

Asclépiadacées

Asclépiadées. *Asclepias syriaca* L. ($2n = 22$) ; *A. verticillata* L. ; *A. curassavica* L. ($2n = 22$) ; *A. speciosa* Torr. — D'après DOULAT (1943), noyaux aréticulés à euchromocentres homomorphes. La première espèce a été aussi étudiée par EICHORN et FRANQUET (1936).

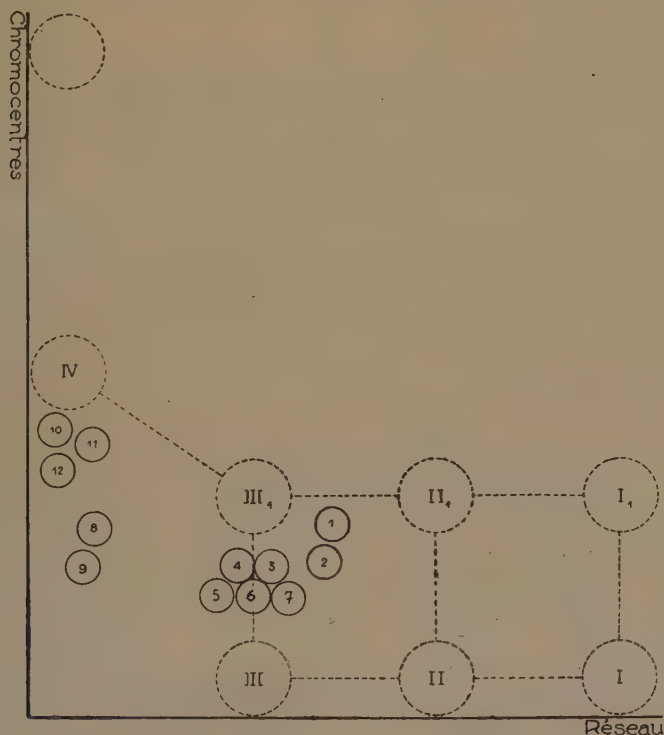


Diagramme nucléaire XIX : Contortées.

Oléacées. — (1) *Forsythia* sp. ; (2) *Syringa vulgaris* L. ; (3) *Phillyrea decora* Boiss. ; (4) *Jasminum nudiflorum* Lindl. ; **Gentianacées.** — (5) *Gentiana* sp. ; (6) *Menyanthes trifoliata* L. ; (7) *Limnanthemum peltatum* Griseb. ; **Apocynées.** — (8) *Vinca minor* L. ; (9) *Apocynum androsæmifolium* L. ; **Asclépiadacées.** — (10) *Asclepias syriaca* L. ; (11) *Cynanchum Vincetoxicum* Pers. ; (12) *Gomphocarpus fruticosus* (L.) R. Br.

Cynanchum Vincetoxicum Pers. ; *C. atratum* Bunge ; *C. nigrum* Pers. — D'après DOULAT (1943), noyaux aréticulés à euchromocentres homomorphes.

Gomphocarpus fruticosus (L.) R. Br. ($2n = 22$). — D'après DOULAT (1943), noyaux aréticulés à euchromocentres homomorphes.

Le diagramme XIX résume les observations faites chez les Contortées.

TUBIFLORÉES

Convolvulacées

Ipomea purpurea (L.) Roth. ($2n = 30$). — D'après DOULAT (1943), noyaux à euchromocentres.

Cuscuta sp. — Noyaux aréticulés ; 10-12 euchromocentres assez volumineux.

Hydrophyllacées

Hydrophyllées. *Hydrophyllum virginicum* L. ($2n = 16$). — Noyaux presque aréticulés, grand nombre de chromocentres assez gros (type *Pinus*) ; chromosomes de $4,5 \mu$ de longueur en moyenne.

Phacéliacées. *Phacelia congesta* Hook. ($2n = 18$) ; *P. tanacetifolia* Benth. ($2n = 18$). — Noyaux aréticulés ; chez *P. congesta*, chromocentres de grande taille (jusqu'à $2,5 \mu$), compacts, en nombre variable (5 à 8), les plus volumineux étant collectifs et correspondant généralement à deux euchromocentres simples. Chez *P. tanacetifolia*, les euchromocentres sont plus petits, et donnent plus rarement des formations collectives que chez *P. congesta*.

Borraginacées

La répartition des différents types de structure nucléaire dans cette famille a été étudiée par DE LITARDIÈRE (1941). On trouve des noyaux réticulés dans différentes espèces appartenant aux genres *Rindera*, *Symphytum*, *Lindefolia*, *Alkanna*, *Onosma*, *Anchusa* ; des noyaux à euchromocentres existent chez *Trichodesma*, *Omphalodes*, *Cynoglossum*, *Lappula*, *Etrichium*, *Nonnea*, *Pulmonaria*, *Borragea*, *Elizaldia*, *Myosotis*, *Mertensia*, *Moltkia*, *Lithospermum*, *Macrotomia*, *Arneria*, *Cerinth*, *Echium*.

A la suite de cette étude, DE LITARDIÈRE propose quelques modifications relativement à la position systématique de certaines espèces. Ainsi, *Lindefolia lanata* Brand. se rapproche du genre *Solenanthus* par sa structure nucléaire (type réticulé) et par des caractères morphologiques. De même on doit séparer *Anchusa sempervirens* (noyaux euchromocentriques) des autres espèces du genre *Anchusa* (noyaux réticulés) et en faire l'espèce unique du genre *Caryolopha*. Enfin, *Echium russicum*, à noyaux réticulés, pourrait être considéré, à cause de ses caractères morphologiques et nucléaires, comme un sous-genre nouveau d'*Echium*.

LabiéesAjugoïdées

Ajuguées. *Teucrium Chamaedrys* L. ; *T. flavum* L. ($2n = 32$) ; *T. Scorodonia* L. ; *T. Arduini* L. ($2n = 32$). — Noyaux à réseau léger colorable en rose ; chromocentres collectifs de forme et de taille variables ; chez *T. Arduini*, noyaux moins chromatiques que dans les autres espèces, chromocentres plus petits, souvent granuleux.

Rosmarinées. *Rosmarinus officinalis* L. ($2n = 24$). — Noyaux semi-réticulés, à chromocentres composés.

Prasioidées

Prasium majus L. — Pas de réseau ; petits euchromocentres ponctiformes peu colorables.

Scutellaroïdées

Scutellaria peregrina L. ($2n = 34$). — Noyaux aréticulés ; petits chromocentres ponctiformes ; souvent, en plus, un chromocentre collectif relativement volumineux.

S. albida L. ($2n = 32$). — Structure nucléaire intermédiaire entre les types réticulé à calotte et semi-réticulé à chromocentres collectifs. Chromosomes plus longs que dans l'espèce précédente.

Lavanduloïdées

Lavandula officinalis Chaix ($2n = 54$). — Noyaux aréticulés ; 25 à 30 euchromocentres granuleux.

Stachyoidées

Marrubiées. *Marrubium peregrinum* L. ; *M. vulgare* L. — Structure nucléaire intermédiaire entre les types réticulé à calotte et semi-réticulé à chromocentres collectifs ; chez *M. peregrinum*, le réseau est réparti de façon plus homogène dans l'espace nucléaire.

Sideritis scordioides L. — Noyaux semi-réticulés (tendant vers le type réticulé) ; une quinzaine de chromocentres de petite taille ; certains d'entre eux pouvant s'unir en chromocentres collectifs.

Népétées. *Lallemantia iberica* Fisch et Mey. — Noyaux aréticulés à euchromocentres (une quinzaine sont conservés pendant l'interphase).

Glechoma hederacea L. — Noyaux aréticulés à euchromocentres (15 à 20) ; existence fréquente d'un chromocentre collectif, correspondant à 2 chromocentres simples.

Stachydées. *Brunella hissopifolia* L. ; *B. vulgaris* L. ($2n = 32$). — Noyaux à chromocentres granuleux, s'unissant parfois en chromocentres collectifs ; pas de réseau net mais le fond nucléaire est légèrement structuré.

Physostegia virginiana Benth. — Noyaux aréticulés à euchromocentres (16 à 20) ; fréquemment il existe un gros chromocentre, correspondant à deux euchromocentres.

Melittis melissophyllum L. — Pas de réseau net, mais fond nucléaire légèrement structuré ; chromocentres collectifs compacts assez volumineux.

Eremostachys sp. — Noyaux bien chromatiques ; chromocentres granuleux assez nombreux (une trentaine), éléments filamenteux réduits (tendant vers le type *Pinus*).

Phlomis alpina L. ($2n = 24$). — Noyaux très chromatiques, réseau dense, région proximale plus colorable ; 6-10 chromocentres distaux granuleux.

Lamium album L. ($2n = 18$). — Noyaux semi-réticulés ; petits chromocentres de forme irrégulière (12-15) correspondant le plus souvent à la partie proximale des chromosomes.

Galeopsis pyrenaica Bartl. ($2n = 16$). — Noyaux semi-réticulés ; chromocentres granuleux ou de forme irrégulière, pouvant s'unir en chromocentres collectifs.

Ballota foetida Lamk. ; *B. frutescens* Woods. ; *B. hirsuta* Lamk. — Structure nucléaire intermédiaire entre les types réticulé et semi-réticulé ; chromocentres collectifs correspondant à la région proximale des chromosomes.

Stachys longifolia Benth. ; *S. recta* L. ; *S. silvatica* L. ($2n = 48$). — Noyaux semi-réticulés, petits chromocentres de forme irrégulière.

Salviées. *Salvia* (10 espèces). — D'après une étude de BENOIST (1937), noyaux à chromocentres (euchromocentres ?) en même nombre que le nombre chromosomique. Fond légèrement structuré ; existence possible d'un léger réseau ; chez *S. Barrelieri*, réseau plus net.

Mériandrées. *Perowskia atriplicifolia* Benth. — Noyaux aréticulés ; euchromocentres ovoïdes de petite taille (une quinzaine sont conservés pendant l'interphase).

Saturéiées. *Melissa officinalis* L. — Structure nucléaire intermédiaire entre les types aréticulé et semi-réticulé ; chromocentres granuleux, pouvant s'unir en chromocentres collectifs.

Satureia montana L. ($2n = 12$). — Noyaux semi-réticulés à chromocentres collectifs.

Calamintha Nepeta Willk. ; *C. clinopodium*. — Noyaux semi-réticulés ; chromocentres granuleux ou de forme irrégulière correspondant aux régions proximales des chromosomes et pouvant former des chromocentres collectifs.

Micromeria sylvestris Benth. — Même structure nucléaire que les espèces précédentes.

Hyssopus officinalis L. ($2n = 13$). — Noyaux semi-réticulés ; 5-7 chromocentres proximaux granuleux, relativement volumineux.

Origanum vulgare L. ($2n = 32$). — Pas de réseau net ; chromocentres petits et granuleux, assez volumineux et de forme irrégulière et correspondant alors à des chromocentres collectifs.

Thymus vulgaris L. ; *T. citriodorus* Schreb. — Pas de réseau net ; fond légèrement structuré ; chromocentres de forme irrégulière, le plus souvent collectifs. Chez *T. vulgaris*, les chromocentres sont plus volumineux.

Mentha viridis L. ($2n = 36$) ; *M. sylvestris* L. ($2n = 18$) ; *M. rotundifolia* L. ($2n = 54$) ; *M. Lamarkii* L. ($2n = 36$). — Noyaux semi-réticulés ; petits chromocentres ; chez *M. rotundifolia*, réseau moins net, 12-13 chromocentres.

Pogostémonées. *Elsholtzia cristata* Willd. — Noyaux réticulés ; 4-6 chromocentres collectifs proximaux.

Ocimoïdées

Plectranthinées. *Coleus Verschaffeltii* Lem. — Structure intermédiaire entre les types réticulé et semi-réticulé ; chromocentres collectifs.

CONSIDÉRATIONS RELATIVES AUX STRUCTURES NUCLÉAIRES OBSERVÉES CHEZ LES LABIÉES

La plupart des espèces appartenant à la famille des Labiées qui ont été étudiées possèdent des noyaux pauvres en chromatine, à chromosomes courts, aréticulés à euchromocentres (*Prasium*, *Scutellaria perigrina*, *Lavendula*, *Lallemantia*, *Glechoma*, *Physostegia*, *Perowskia*), ou semi-réticulés (*Lamium*, *Stachys*).

Dans ce dernier cas, les chromocentres correspondent, pour la plupart, aux régions proximales des chromosomes, et généralement certains d'entre eux s'unissent pour former quelques chromocentres composés souvent compacts (*Teucrium*, *Rosmarinus*, *Galeopsis*, *Calamintha*, *Micromeria*) ; chez *Satureia montana* ces formations collectives sont plus importantes et visiblement réticulées (type Bryone). Des termes de passage entre noyaux sans réseau à euchromocentres et noyaux semi-réticulés existent ; l'enchylème n'y apparaît pas homogène et, dans ce cas, les chromocentres collectifs compacts sont aussi fréquents (*Brunella*, *Melittis*, *Origanum*, *Thymus*).

Dans quelques espèces ont été observés des noyaux plus chromatiques tendant vers le type réticulé (*Scutellaria albida*, *Marrubium*, *Coleus*, *Ballota*, *Sideritis*), franchement réticulés (*Escholtzia*, *Phlomis*), ou à chromocentres plus nombreux que les chromosomes et à éléments filamenteux réduits (*Eremostachys*). Les chromosomes sont plus longs (5-6 μ) que dans le groupe précédent surtout chez *Phlomis* et *Eremostachys*.

Dans les genres où plusieurs espèces ont été examinées, on a observé une certaine constance du type nucléaire, les variations existant ne portant que sur des points de détail n'entraînant pas de modification du type (*Teucrium*, *Marrubium*, *Thymus*). Cependant chez *Scutellaria*, *S. peregrina* et *S. albida*, présentent des structures nucléaires notablement différentes en rapport du reste avec des tailles différentes des chromosomes.

Solanacées

Nicandréas. *Nicandra physaloides* (L.) Grätn. (2 n = 20). — Noyaux à chromocentres assez volumineux (14-15) dont les gros sont composés de deux chromocentres simples. Le plus souvent, pas d'éléments filamenteux nettement visibles (sauf dans les noyaux des tissus différenciés).

Solanées. *Lycium intricatum* Boiss. ; *L. afrum* L. ; *L. Grevilleanum* Gill. — Noyaux moyennement chromatiques ; chromocentres collectifs généralement compacts ; léger réseau, colorable en rose. Chez *L. Grevilleanum*, les chromocentres sont moins importants et le réseau plus dense.

Dunalia cyanea Rouv. — Noyaux plus chromatiques que ceux de l'espèce précédente. Calotte proximale pouvant se séparer en plusieurs chromocentres collectifs ; réseau bien colorable.

Atropa belladonna L. ($2n = 72$). — Noyaux à chromocentres collectifs, intermédiaires entre les types réticulé et semi-réticulé (plus proches de ce deuxième type que du premier).

Hyoscyamus niger L. ($2n = 34$). — Chromocentres proximaux très nets, granuleux, restant isolés, ou formant des chromocentres composés. Léger réseau plus net dans les noyaux âgés que dans ceux des tissus méristématiques.

Physalis (1) *Alkekengi* L. ($2n = 14$) ; *P. pubescens* L. ($2n = 24$) ; *P. peruviana* L. ($2n = 48$). — Noyaux semi-réticulés à chromocentres collectifs (type *Datura*).

Capsicum annuum L. ($2n = 24$). — Noyaux réticulés à calotte ou à chromocentres collectifs.

Solanum tuberosum L. ($2n = 48$) ; *S. Dulcamara* L. ($2n = 72$) ; *S. macrophylla* Hort. ($2n = 24$) ; *S. heterodoxum* Ad. Brongn. ($2n = 24$) ; *S. Melongena* L. ($2n = 14$) ; *S. Tomatillo* Phil. ($2n = 24$) ; *S. sisymbriifolium* Lamk ($2n = 24$) ; *S. lycopersicum* L. ($2n = 24$) ; *S. racimigerum* Lange. — La structure nucléaire de ces espèces se rattache de façon générale au type semi-réticulé à chromocentres, tel que nous l'avons décrit chez *Solanum tuberosum* (2) : fin réseau colorable en rose, réparti de façon homogène et chromocentres proximaux. La formation de quelques chromocentres collectifs est fréquente. Si, dans l'ensemble, toutes ces espèces présentent une même organisation caryologique, quelques différences individuelles se manifestent. Ainsi, chez *S. sisymbriifolium*, les noyaux sont plus chromatiques que dans les autres espèces, et les chromocentres composés plus nombreux et plus volumineux ; les chromosomes sont aussi plus grands. Au contraire, *S. Tomatillo* montre des noyaux se rattachant presque au type euchromotrique.

Remarquons toutefois que ces différences sont surtout perceptibles dans les tissus qui sont le siège d'une certaine activité mitotique. Au contraire, dans les cellules qui ne se divisent plus, une plus grande homogénéité d'organisation se manifeste : on observe toujours dans les noyaux un fin réseau, colorable en rose, et des chromocentres de forme et de taille variable, les plus volumineux d'entre eux étant des chromocentres collectifs.

Cyphomandra betacea Sendtn. ($2n = 24$). — Noyaux très chromatiques à chromosomes très volumineux, restant presque entièrement conservés pendant l'interphase, sous forme de gros chromocentres granuleux.

Salpichroa rhomboidea Miers ($2n = 24$). — Noyaux intermédiaires, entre les types semi-réticulé et réticulé ; chromocentres variables, souvent collectifs.

(1) Les noyaux d'une espèce non déterminée du genre *Physalis* ont été étudiés par P. DANGEARD qui y décrit un réseau grossier à chromocentres irréguliers.

(2) Voir p. 25.

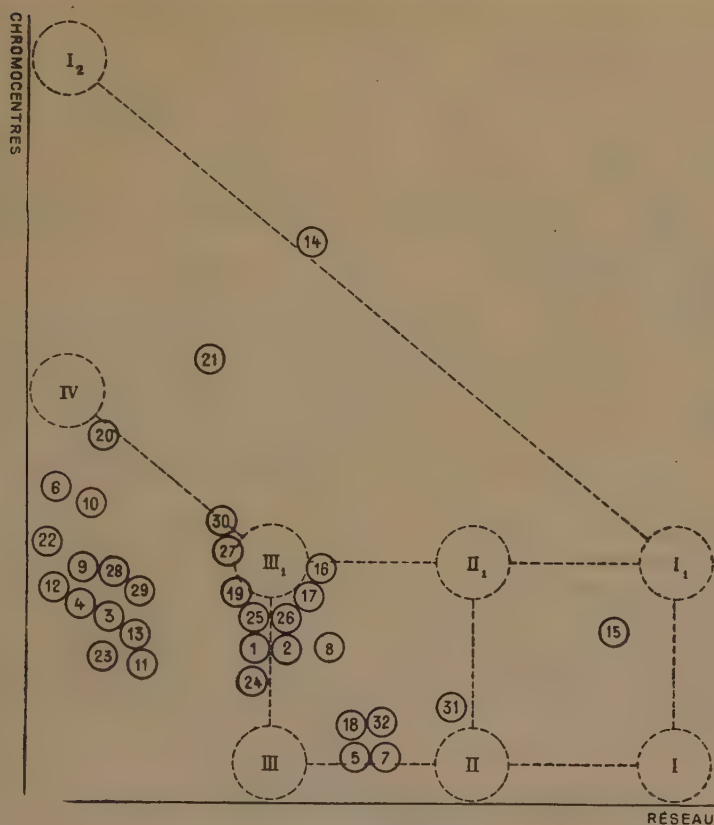


Diagramme nucléaire XX : Labiées.

- (1) *Teucrium Chamædrys* L. ; *T. flavum* L. ; *T. scorodonia* L. ; *T. Arduini* L. ;
 (2) *Rosmarinus officinalis* L. ; (3) *Prasium majus* L. ; (4) *Scutellaria peregrina* L. ;
 (5) *Scutellaria albida* L. ; (6) *Lavandula officinalis* Chaix ; (7) *Marrubium peregrinum* L. ; *M. vulgare* L. ; (8) *Sideritis scordioides* L. ; (9) *Lallemantia iberica* Fisch et Mey. ; *L. peltata* Fisch et Mey. ; (10) *Glechoma hederacea* L. ; (11) *Brunella hissofolia* L. ; (12) *Physostegia virginiana* Benth. ; (13) *Melittis melisophyllum* L. ; (14) *Eremostachys* sp. ; (15) *Phlomis alpina* L. ; (16) *Lamium album* L. ;
 (17) *Galeopsis pyrenaica* Bartl. ; (18) *Ballota hirsuta* Lamk. ; *B. foetida* Lamk. ; *B. frutescens* Woods ; (19) *Stachys longifolia* Benth. ; *S. recta* L. ; *S. sylvatica* L. ;
 (20) *Salvia* ⁽¹⁾ *algeriensis* Desf. ; *S. pratensis* L. ; *S. virgata* Alt. ; *S. viscosa* Wight ; *S. Verbenaca* L. ; *S. austriaca* Jacq. ; *S. nutans* L. ; *S. nemorosa* L. ; *S. valentina* Vahl. ; (21) *Salvia Barrelieri* Desf. ; (22) *Perowskia atriplicifolia* Benth. ; (23) *Melissa officinalis* L. ; (24) *Satureia montana* L. ; *S. hortensis* L. ;
 (25) *Calamintha Nepeta* Willk. ; (26) *Micromeris sylvestris* Benth. ; (27) *Hyssopus officinalis* L. ; (28) *Origanum vulgare* L. ; (29) *Thymus vulgaris* L. ; (30) *Mentha viridis* L. ; *M. sylvestris* L. ; *M. rotundifolia* L. ; *M. Lamarkii* L. ; (31) *Elsholtzia cristata* Willd. ; (32) *Coleus Verschaffeltii* Lem.

(1) D'après l'étude de BENOIST (1937).

Daturées. *Datura stramonium* L. ($2n = 24$) ; *D. Ferox* L. ($2n = 24$) ; *D. Metel* L. ($2n = 24$). — Noyaux semi-réticulés à chromocentres collectifs réticulés (1).

Cestrées. *Cestrum Endlicheri* Miers ; *C. Parqui* L'Hérit. ; *C. fasciculatum* Miers. — Noyaux très chromatiques, intermédiaires entre les types réticulé et euréticulé ; 5-6 chromocentres.

Nicotiana tabacum L. ($2n = 48$) ; *N. sylvestris* Speg et Comes ($2n = 24$). — D'après une étude de FARDY (1941), noyaux réticulés, quelques chromocentres.

Nicotiana rustica L. ($2n = 48$) ; *N. Langsdorffi* Weimn ($2n = 16$) ; *N. glauca* Grah. ($2n = 24$) ; *N. alata* Link ($2n = 18-20$) ; *N. paniculata* L. ($2n = 24$) ; *N. quadrivalis* Pursh. ($2n = 48$). — Toutes ces espèces ont des noyaux très chromatiques, intermédiaires entre les types euréticulé et réticulé. La région proximale des noyaux est un peu plus colorable que le reste ; on note l'existence de quelques chromocentres, granuleux, de petite taille. Chez *N. paniculata*, le réseau est un peu moins colorable et les chromocentres sont plus gros, bien marqués (10-14).

Petunia violacea Lindl. ($2n = 14$) ; *P. parviflora* Juss. ($2n = 18$) ; *P. nyctaginiiflora* Juss. ($2n = 14$). — Noyaux à réseau fin mais bien colorable (intermédiaire entre les types réticulé et semi-réticulé) ; chromocentres variables, souvent collectifs.

Nierembergia frutescens Dur. ($2n = 18$). — Noyaux à chromocentres collectifs, intermédiaires entre les types réticulé et semi-réticulé.

Salpiglossidées. *Brunfelsia eximia* Scheidw. — Noyaux réticulés à calotte.

CONSIDÉRATIONS RELATIVES AUX STRUCTURES NUCLÉAIRES CHEZ LES SOLANACÉES

La famille des Solanacées possède, du point de vue caryologique, une grande variété ; en effet, malgré le petit nombre de genres que nous avons étudiés, nous y avons observé des types très divers d'organisation nucléaire. Trois groupes peuvent être distingués :

1° Des noyaux très riches en chromatine, correspondant à des chromosomes volumineux, euréticulés (*Cestrum*), réticulés (*Nicotiana*), ou tendant vers le type *Psilotum*, par multiplication des chromocentres (*Cyphomandra*).

2° Des noyaux qui par leur degré de chromaticité se placent en intermédiaires entre les types réticulé et semi-réticulé (*Petunia*, *Nierembergia*, *Salpichroa*, *Dunalia*) et qui présentent tous les termes de passage entre les noyaux réticulés à calotte (*Capsicum*, *Brunfelsia*) et les noyaux semi-réticulés à chromocentres collectifs que nous trouverons dans le troisième groupe (type *Datura*).

3° Des noyaux semi-réticulés, à chromosomes de petite taille, dont

(1) Voir p. 21.

la région proximale reste en général conservée, au moins à la télophase et au début de l'interphase. Chez certaines espèces (la plupart des *Solanum* étudiées, *Hyoscyamus*, *Lycium*) la plus grande partie de ces

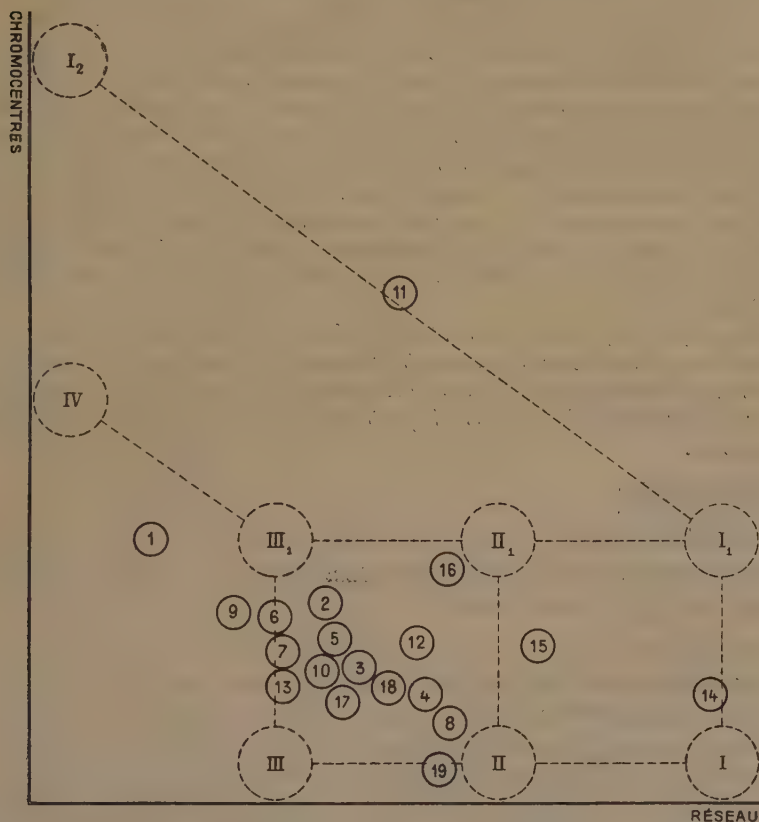


Diagramme nucléaire XXI : Solanacées.

- (1) *Nicandra physaloides* (L.) Gärtn. ; (2) *Lycium intricatum* Boiss. ; *L. afrum* L. ; (3) *Lycium Grevilleianum* Gill. ; (4) *Dunalia cyanea* Rouv. ; (5) *Atropa belladonna* L. ; (6) *Hyoscyamus niger* L. ; (7) *Physalis Alkekengi* L. ; *P. pubescens* L. ; *P. peruviana* L. ; (8) *Capsicum annuum* L. ; (9) *Solanum tuberosum* L. ; *S. Dulcamara* L. ; *S. macrophylla* Hort. ; *S. heterodoxum* Ad. Brong. ; *S. Melongena* L. ; *S. lycopersicum* L. ; *S. racimigerum* Lange ; (10) *Solanum sisymbriifolium* Lamk. ; (11) *Cyphomandra betacea* Sendtn. ; (12) *Salpichroa rhomboidea* Miers ; (13) *Datura stramonium* L. ; *D. ferox* L. ; *D. Metel* L. ; (14) *Cestrum Endlicheri* Miers. ; *C. Parqui* L'Hérit. ; *C. fasciculatum* Miers. ; (15) *Nicotiana rustica* L. ; *N. Langsdorffii* Weimn. ; *N. glauca* Grah. ; *N. alata* Link. ; *N. quadrivalis* Pursh. ; (16) *Nicotiana paniculata* L. ; (17) *Petunia violacea* Lindl. ; *P. parviflora* Juss. ; *P. nyctaginiflora* Juss. ; (18) *Nierembergia frutescens* Dur. ; (19) *Brunfelsia eximia* Scheidw.

chromocentres restent isolés et les formations collectives sont rares ; les noyaux de *Nicandra* peuvent se rattacher à ce type, bien que le réseau y soit très atténué. Dans d'autres espèces, la formation de

chromocentres collectifs est la règle (type *Datura*, réalisé aussi chez *Physalis* et chez *Solanum sisymbriifolium*). Ces deux formes d'organisations nucléaires sont du reste très voisines et il n'existe pas ici de séparation nette entre elles.

Si l'on examine la répartition des divers types de structure nucléaire dans les groupes taxonomiques des Solanacées, on observe que la tribu des Solanées forme un ensemble assez homogène ; à vrai dire, les noyaux y présentent des degrés de chromaticité variés, mais, chez presque tous, on observe des chromocentres collectifs ou des formations en calotte correspondant à une désintégration peu poussée des régions proximales des chromosomes. Seul le genre *Cyphomandra* s'écarte de cet ensemble par ses chromosomes beaucoup plus volumineux et par la présence de nombreux chromocentres ; ses noyaux, par leur degré élevé de chromaticité se rapprochent plutôt de ceux de *Cestrum*.

Notons, enfin, que, chez les Solanacées, certaines espèces ligneuses, arbustives, *Brunfelsia* et surtout *Cestrum* et *Cyphomandra*, ont des noyaux extrêmement riches en chromatine, contrairement à ce que nous avons observé dans la plupart des plantes ligneuses examinées jusque là.

Serofulariacées

Pseudosolanoïdées

Verbascées. *Verbascum pulverulentum* Salisb. ($2n = 32$). — Noyaux aréiculés ; 12-15 euchromocentres

Antirrhinoïdées

Hémiméridées. *Alonsoa* sp. — Pas de réseau net, fond nucléaire légèrement structuré ; 10 à 15 euchromocentres de petite taille.

Antirrhinées. *Linaria Cymbalaria* Mill ($2n = 14$). — Noyaux aréiculés ; 10 à 14 euchromocentres.

Antirrhinum latifolium Mill. ($2n = 16$). — Structure nucléaire intermédiaire entre les types aréiculé et semi-réiculé ; 10 à 12 euchromocentres.

Chélonées. *Halleria lucida* L. — Noyaux aréiculés à euchromocentres.

Phygellus capensis E. Mey. — Structure intermédiaire entre les types aréiculé et semi-réiculé ; petits chromocentres ponctiformes (une vingtaine).

Bowkeria triphylla Harv. — Noyaux aréiculés ; 10-15 euchromocentres.

Collinsia bicolor Benth. ($2n = 14$). — D'après HEITZ (1932), noyaux à calotte. Observations personnelles : noyaux réticulés à calotte (tendant vers le type semi-réiculé) ; la calotte le plus souvent se sépare en 2 ou 3 grosses masses chromatiques parfois assez compactes.

Scrophularia scorodonia Don. — Noyaux aréiculés ; une quinzaine d'euchromocentres.

Pentstemon Hartwegii Benth. ($2n = 16$). — Noyaux aréticulés ; euchromocentres en nombre égal ou légèrement inférieur au nombre chromosomique.

Paulownia tomentosa (Thung.) Baill. ($2n = 34$). — Noyaux aréticulés ; 15 à 25 euchromocentres.

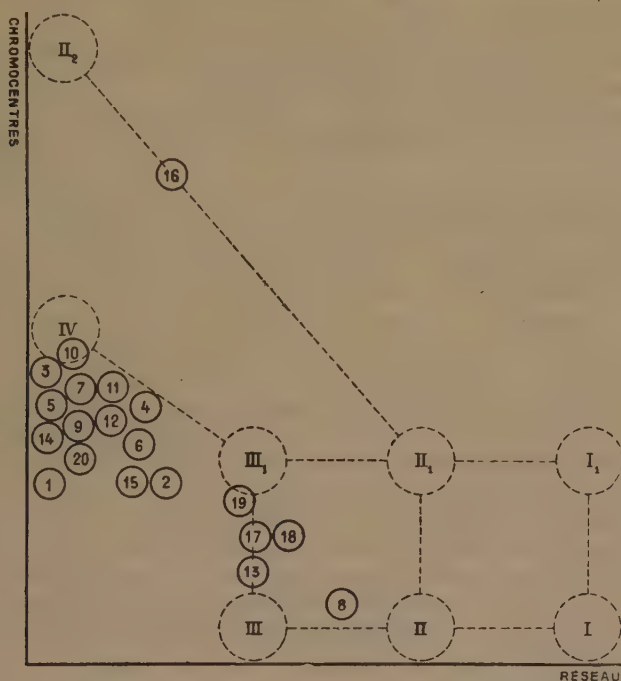


Diagramme nucléaire XXII : Scrophulariacées.

- (1) *Verbascum pulverulentum* Salisb. ; (2) *Alonsoa* sp. ; (3) *Linaria cymbalaria* Mill. ; (4) *Antirrhinum latifolium* Mill. ; (5) *Halleria lucida* L. ; (6) *Phygellus capensis* E. Mey. ; (7) *Bowkeria triphylla* Harv. ; (8) *Collinsia bicolor* Benth. ; (9) *Scrophularia scorodonia* Don. ; (10) *Pentstemon Hartwegii* Benth. ; (11) *Paulownia tomentosa* (Thung.) Baill. ; (12) *Mimulus luteus* L. ; (13) *Limnophila Griffithii* Hook. ; (14) *Veronica persica* Hort. ; *V. tenuifolia* Bilb. ; *V. agrestis* L. ; (15) *Digitalis lutea* L. ; (16) *Melampyrum sylvaticum* L. ; (17) *Rhinanthus major* ; (18) *Lathræa clandestina* ; **Bignoniacées**. — (19) *Catalpa bignonioides* Walt. ; (20) *Tecoma radicans* Juss.

Gratiolées. *Mimulus luteus* L. — Noyaux aréticulés ; une vingtaine d'euchromocentres granuleux.

Limnophila (= *Ambulia*) *Griffithii* Hook. — Noyaux semi-réticulés ; le plus souvent, un seul gros chromocentre collectif non homogène.

Rhinanthoïdées

Digitalées. *Veronica persica* Hort ($2n = 28$) ; *V. tenuifolia* Bilb. ; *V. agrestis* L. ($2n = 14$). — Noyaux aréticulés à euchromocentres.

Digitalis lutea L. ($2n = 96$). — Pas de réseau net ; mais fond nucléaire légèrement structuré ; une quarantaine d'euchromocentres.

Rhinanthées. *Melampyrum pratense*. — D'après P. DANGEARD (1937), noyaux à chromocentres composés.

Melampyrum sylvaticum L. — Noyaux à chromocentres volumineux en nombre supérieur à celui des chromosomes (tendant vers le type *Pinus*).

Rhinanthus major. — D'après la description de P. DANGEARD (1937), noyaux semi-réticulés à chromocentres composés.

Pedicularis palustris. — D'après P. DANGEARD (1937), noyaux à réseau grossier et à chromocentres irréguliers.

Lathraea clandestina ($2n = 42$). — D'après la description de P. DANGEARD (1937), noyaux semi-réticulés à chromocentres composés.

CONSIDÉRATIONS RELATIVES AUX STRUCTURES NUCLÉAIRES CHEZ LES SCROFULARIACÉES

La plus grande partie des espèces étudiées présentent des noyaux aréticulés à euchromocentres ; chez certaines d'entre elles, le fond nucléaire n'apparaît pas homogène, sans qu'une structure soit nettement discernable (tendance vers le type semi-réticulé).

Dans la tribu des Rhinanthées qui a été étudiée surtout par P. DANGEARD, les noyaux sont plus riches en chromatine et possèdent généralement des chromocentres composés (*Rhinanthus*, *Pedicularis*, *Lathraea*). Chez *Melampyrum sylvaticum*, les noyaux n'ont pas la même organisation et se placent, par la taille de leurs chromosomes ($4\ \mu\ 5$) et leur degré de chromaticité, au voisinage des types réticulés, mais comme ils possèdent de nombreux chromocentres et que les éléments filamenteux y sont réduits, nous les avons placés en intermédiaire entre le type II₁ et le type II₂ qui représente des noyaux à chromosomes assez allongés ($4\ \text{à}\ 5\ \mu$), contenant un grand nombre de chromocentres.

Bignoniacées

Técomées. *Catalpa bignonoides* Walt. ($2n = 40$). — Noyaux semi-réticulés ; 15 à 20 chromocentres.

Tecoma radicans Juss. — Noyaux aréticulés ; une vingtaine d'euchromocentres.

Cette famille est considérée comme ayant des affinités avec les Scrofulariacées ; les structures nucléaires des deux espèces de Bignoniacées qui ont été examinées sont très voisines de celles décrites chez la plus grande partie des espèces de Scrofulariacées étudiées.

Orobanchacées

Orobanche rapum. D'après P. DANGEARD (1937), noyaux grossièrement réticulés, à chromocentres irréguliers (même type nucléaire que *Pedicularis palustris*).

Lentibulariacées

Pinguicula grandiflora Lam. — Noyaux aréticulés ; chromocentres granuleux (10 à 17) ; certains sont de grande taille (presque $2\ \mu$ de long) et dans ce cas composés par la coalescence de deux autres.

PLANTAGINALES

Plantaginacées

Plantago alpina L. ($2n = 12$); *P. argentea* Chaix. ($2n = 12$); *P. lanceolata* L. ($2n = 12$). — D'après l'étude de DOULAT (1943), noyaux réticulés à calotte.

Plantago major L. ($2n = 18$). — D'après l'étude de DOULAT (1943), noyaux à chromocentres proximaux; réseau réduit pendant l'interphase à des filaments prolongeant ces chromocentres.

RUBIALES

Caprifoliacées

Sambucées. *Sambucus nigra* L. ($2n = 36$); *S. glauca* Nutt. — Noyaux euréticulés; une vingtaine de chromocentres. D'après M^{lle} DE POUCCQUES (1945), chez *S. nigra*, *canadensis*, *ebulus*, noyaux réticulés à chromocentres du même type nucléaire que celui décrit par EICHORN chez les Gymnospermes.

Viburnées. *Viburnum Tinus* L. ($2n = 36$). — Noyaux réticulés à calotte ou à chromocentres collectifs réticulés.

Linnaées. *Symphoricarpus racemosus* Michx. — Noyaux réticulés à chromocentres collectifs réticulés.

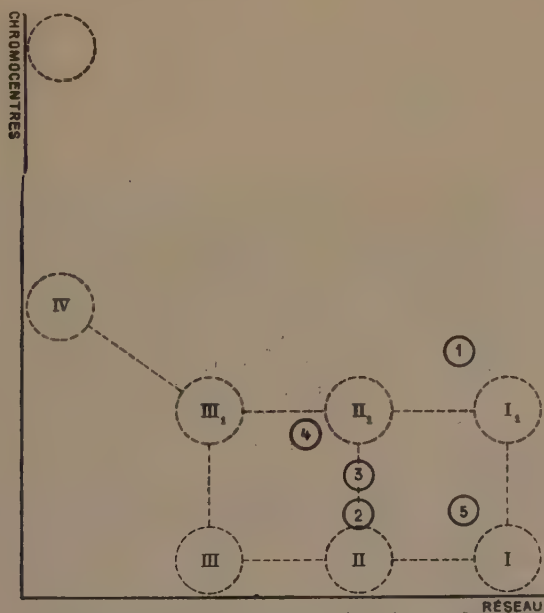


Diagramme nucléaire XXIII : Caprifoliacées.

(1) *Sambucus nigra* L.; *S. glauca* Nutt.; (2) *Viburnum Tinus* L.; (3) *Symphoricarpus racemosus* Michx.; (4) *Lonicera fragrantissima* Lindl.; (5) *Adoxa Moschata* L.

Lonicérées. *Lonicera fragrantissima* Lindl. ($2n = 18$). — Noyaux à réseau fin ; chromocentres proximaux granuleux.

Adoxacées

Adoxa Moschatellina L. ($2n = 36$). — Noyaux à réseau bien colorable. Quelques chromocentres.

Le diagramme nucléaire XXIII donne la répartition des divers types caryologiques chez les Caprifoliacées.

CUCURBITALES

Cucurbitacées

Fevillées. *Thladiantha dubia* Bunge ($2n = 18$). D'après EICHHORN et FRANQUET (1931), noyaux aréticulés à euchromocentres (1).

Cucurbitées. *Momordica Balsamina* L. ($2n = 22$). — D'après différentes études (EICHHORN et FRANQUET, 1931 ; M^{me} DOUTRELIGNE 1933) ; noyaux aréticulés à euchromocentres.

Luffa acutangula Roseb. ($2n = 26$) ; *L. cylindrica* ($2n = 26$). — D'après différentes études (EICHHORN et FRANQUET, 1931 ; M^{me} DOUTRELIGNE, 1933 ; DOULAT, 1943) ; noyaux aréticulés à euchromocentres.

Bryonia dioica Jacq. ($2n = 20$). — Noyaux semi-réticulés à chromocentres composés (2).

Ecballium Elaterium A. Rich. ($2n = 24$). — Noyaux aréticulés 15-24 euchromocentres.

Citrullus vulgaris Scrad. ($2n = 14$). — D'après différentes études (EICHHORN et FRANQUET, 1931 ; M^{me} DOUTRELIGNE, 1933) ; noyaux aréticulés à euchromocentres.

Cucumis sativus L. ($2n = 14$) (3) ; *C. Melo* ($2n = 24$) ; *C. prophetarum* L. ($2n = 24$) ; *C. myriocarpus* Naud ($2n = 24$). — D'après différentes études (EICHHORN et FRANQUET, 1931 ; M^{me} DOUTRELIGNE, 1933 ; P. DANGEARD, 1937) ; noyaux aréticulés à euchromocentres.

Bryonopsis laciniosa Naud. ($2n = 24$). — D'après EICHHORN et FRANQUET, 1931 ; noyaux aréticulés à euchromocentres.

Benincasa cerifera Savi. ($2n = 24$). — D'après EICHHORN et FRANQUET (1931) ; noyaux aréticulés à euchromocentres.

Lagenaria vulgaris Ser. ($2n = 24$). — D'après EICHHORN et FRANQUET (1931) ; noyaux aréticulés à euchromocentres.

Cucurbita maxima Duch. ($2n = 40$) ; *C. Pepo* L. ($2n = 28$) ; *C. moschata* Duch. ($2n = 40$) ; *C. ficifolia* Bouché ($2n = 40$). — D'après plusieurs études (EICHHORN et FRANQUET, 1931 ; M^{me} DOUTRELIGNE, 1933 ; GUILLIERMOND, 1938 ; DOULAT, 1943) ; noyaux aréticulés à euchromocentres.

(1) Nous préférons le terme « euchromocentres » à celui de prochromosomes employé par les auteurs.

(2) Voir p. 19.

(3) Voir p. 28.

Sicyoidées. *Coccinia hirtella* Cogn. ($2n = 24$). — D'après EICHORN et FRANQUET (1931); noyaux aréticulés à euchromocentres.

Sicyos angulatus L. ($2n = 24$). — D'après EICHORN et FRANQUET (1931); noyaux aréticulés à euchromocentres.

Cyclanthérées. *Cyclanthera explodens* Naud. ($2n = 32$); *C. pedata* Schrad. ($2n = 32$). — D'après EICHORN et FRANQUET, (1931);

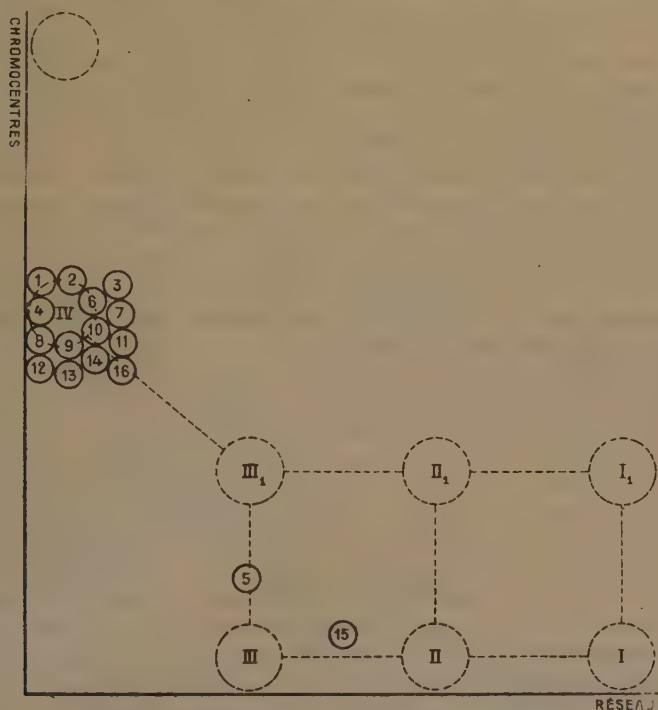


Diagramme nucléaire XXIV : Cucurbitacées.

- (1) *Thladiantha dubia* Bunge; (2) *Melothria pendula* L.; (3) *Momordica Balsamina* L.
 (4) *Luffa acutangula* Roseb.; *L. cylindrica* Roem.; (5) *Bryonia dioica* Jacq.;
 (6) *Ecballium Elaterium* A. Rich.; (7) *Citrullus vulgaris* Scrod.; (8) *Cucumis sativus* L.;
 (9) *Bryonopsis laciniosa* Naud.; (10) *Benincasa vulgaris* Ser.; (11) *genaria vulgaris* Ser.;
 (12) *Cucurbita Pepo* Duch.; (13) *Coccinia hirtella* Cogn.; (14) *Sicyos angulatus* L.;
 (15) *Cyclanthera explodens* Naud.; *C. pedata* Schrad.; (16) *Bolbostemma paniculatum* Franquet.

noyaux réticulés; d'après P. DANGEARD (1937); noyaux presque homogènes. Observations personnelles: noyaux à réseau fin, colorable en rose; 3-4 chromocentres granuleux (intermédiaires entre les types réticulé et semi-réticulé).

Gynostemmées. *Bolbostemma paniculatum* Franquet. — D'après EICHORN et FRANQUET (1931); noyaux aréticulés à euchromocentres.

Le diagramme XXIV représente la répartition des différentes structures nucléaires rencontrées chez les Cucurbitacées. La plupart des

espèces qui ont été étudiées ont des noyaux aréticulés à euchromocentres, ces derniers restant, pendant l'interphase, en nombre sensiblement égal au nombre chromosomique ; c'est pour cette raison que nous avons groupé les cercles numérotés représentant ces différentes espèces autour du type IV (les chromosomes y sont courts ; $2\ \mu$ à $3\ \mu$). Les noyaux de *Bryonia dioica* et *Cyclanthera* s'écartent du type euchromocentrique, la première espèce par la formation de chromocentres collectifs (qui comme les euchromocentres correspondent aux régions proximales des chromosomes), la seconde, où les chromocentres sont moins importants, par la présence d'un fin réseau, régulièrement réparti dans l'espace nucléaire. Dans ces deux espèces, les chromosomes atteignent en moyenne $3\ \mu$ à $4\ \mu$ de long.

Les affinités des Cucurbitacées sont assez discutées. EICHLER les rapproche des Campanulacées à cause de leur fréquente gamopétalie et de leurs étamines qui tendent à se souder. ENGLER, dont nous avons suivi la classification adopte ce point de vue. D'autres auteurs (de CANDOLLE, NAUDIN, BENTHAM et HOOKER, HUTCHINSON, RENDLE) les placent parmi les Dialypétales, les rapprochant des Bégoniacées, Datiscacées, Caricacées et Loasacées.

Caryologiquement, les Cucurbitacées sont caractérisées par des noyaux aréticulés à euchromocentres, observés dans presque toutes les espèces étudiées. Cette structure nucléaire se retrouve aussi chez *Begonia* (HAMEL, 1937) ; *Datisca*, *Carica* (EICHHORN, 1937) ; et la plupart des Loasacées. Chez les Campanulacées dont nous avons étudié quelques espèces, nous avons observé des noyaux plus chromatiques (semi-réticulés à chromocentres collectifs, réticulés à calotte) et pas un seul noyau à euchromocentres. Toutes ces observations sont, à vrai dire, trop fragmentaires pour permettre de trancher la question par l'étude caryologique (des plantes très proches morphologiquement peuvent avoir des noyaux de structures très différentes), cependant, on doit remarquer les ressemblances indéniables existant au point de vue nucléaire entre Cucurbitacées d'une part et Bégoniacées, Datiscacées et Loasacées, d'autre part.

CAMPANULALES

Campanulacées

Campanuloïdées

Campanulées. *Campanula macrostyla* Boiss. ; *C. Portenschlagiana* Rœm. — Noyaux réticulés à calotte ; 16 à 20 chromocentres.

Campanula garganica Tenore. — Noyaux à léger réseau ; chromocentres proximaux s'unissant parfois en chromocentres collectifs assez volumineux.

Phyteuma limonifolium Boiss. — Structure nucléaire intermédiaire entre les types réticulé et semi-réticulé, chromocentres proximaux souvent collectifs. Petits chromocentres distaux ponctiformes.

Lobelioidées

Siphocampylus biserratus A. DC. — Noyaux réticulés à calotte ou à chromocentres collectifs réticulés.

Composées

Tubuliflorées

Vernoniées. *Vernonia eminens* Bisch. — Noyaux moyennement chromatiques ; dans les tissus méristématiques, chromocentres de formes irrégulières, fond légèrement structuré ; dans les autres tissus, léger réseau, chromocentres moins nombreux, l'un d'eux étant plus volumineux que les autres.

Eupatoriées. *Eupatorium triplinerve* Vahl. ($2n = 51$) ; *E. urticifolium* Banks ($2n = 20$). — Réseau fin mais net, colorable en rose ; quelques chromocentres granuleux, les plus volumineux correspondant à deux chromocentres simples coalescents.

Ageratum Houstonianum Mill. ($2n = 20$). — Noyaux réticulés tendant vers le type semi-réticulé ; chromocentres collectifs.

Astérées. *Bellis perennis* L. ($2n = 18$). — Noyaux intermédiaires entre les types semi-réticulé et réticulé ; chromocentres collectifs réticulés.

Solidago Shortii Torr. ; *S. rigida* L. ($2n = 18$). — Même structure nucléaire que l'espèce précédente.

Boltonia asteroides L'Hérit. — Même structure nucléaire que les espèces précédentes.

Aster radula Less. — Noyaux réticulés ; chromocentres collectifs réticulés.

Erigeron speciosus DC. — Noyaux réticulés, légère tendance à la formation d'une calotte proximale plus chromatique.

Baccharis halimifolia L. — Noyaux à chromocentres collectifs souvent compacts, intermédiaires entre les types réticulé et semi-réticulé.

Inulées. *Helipterum corymbiflorum* Schlecht ($2n = 16$). — D'après HEITZ (1929), noyaux à euchromocentres.

Inula thapsoides Boiss. ($2n = 18$) ; *I. squarrosa* Bernh. — Structure nucléaire intermédiaire entre les types réticulé et semi-réticulé ; chromocentres collectifs.

Helianthées. *Lindheimera taxana* A. Gr. — Noyaux euréticulés. *Zinnia elegans* Jacq. ($2n = 24$). — Structure nucléaire intermédiaire entre les types réticulé et semi-réticulé, chromocentres collectifs.

Helianthus annuus L. ($2n = 34$). — Noyaux réticulés ; 2-3 chromocentres.

Actinomeris tetraptera DC. — Structure nucléaire intermédiaire entre les types euréticulé et réticulé ; 3-4 chromocentres granuleux.

Coreopsis pubescens Ell. — Noyaux réticulés ; tendance à la formation d'une calotte proximale plus chromatique.

Dahlia variabilis Desf. ($2n = 64$). — Structure nucléaire intermé-

diaire entre les types réticulé et semi-réticulé ; chromocentres collectifs réticulés ou compacts.

Galinsoga parviflora Cav. ($2n = 36$). — Léger réseau colorable en rose (5-8 chromocentres, parfois l'un d'eux est beaucoup plus volumineux que les autres).

Anthémidées. *Anthemis Cotula* L. ($2n = 18$). — Noyaux réticulés (tendance vers le type euréticulé) ; 6-10 chromocentres granuleux.

Anacyclus radiatus Loisel. — Noyaux réticulés à calotte.

Achillea Millefolium L. ($2n = 48$) ; *A. ligustica* Vis. — Noyaux réticulés ; 6-8 chromocentres pouvant s'unir en chromocentres collectifs.

Matricaria inodora L. ($2n = 18$). — Noyaux à réseau dense, très chromatique.

Chrysanthemum segetum L. ($2n = 18$). — Noyaux à réseau dense, très chromatique ; région proximale un peu plus colorée que la partie distale.

Sénecionées. *Tussilago farfara* L. ($2n = 60$). — Noyaux à réseau léger mais bien net, colorable en rose ; souvent un gros chromocentre collectif ; quelques autres, plus petits, plus ou moins colorables.

Petasites albus (L.) Gärtner. — Noyaux réticulés ; un ou deux agglomérats chromatiques (chromocentres collectifs).

Senecio subscandens Hochst ; *S. Deucareyi* Humbert ; *S. odoratus* Sch. ; *S. campherii* ; *S. crassusculus* DC. ; *S. Doronicum* L. — Noyaux très chromatiques ; réseau dense (euréticulés), un peu plus colorables dans la région proximale ; chromosomes longs (5-6 μ).

Senecio adonifolius Loisel. — Noyaux un peu moins chromatiques que ceux des espèces précédentes ; structure réticulée à chromocentres collectifs ; chromosomes plus courts (3 à 3,5 μ).

Senecio tropaeolifolius Mac Owan. — Noyaux réticulés ; une vingtaine de chromocentres granuleux.

Senecio elegans L. ($2n = 20$). — Noyaux beaucoup moins chromatiques que ceux des espèces précédentes ; fin réseau colorable en rose ; chromocentres granuleux de taille diverse (12-15), les plus volumineux étant collectifs (1 ou 2), correspondant à l'union de deux chromocentres simples (1).

Doronicum Pardalianches L. — Noyaux réticulés à calotte, ou à chromocentres collectifs réticulés.

Calendulées. *Dimorphotheca dentata* Herv. — Structure nucléaire intermédiaire entre les types réticulé et semi-réticulé ; chromocentres collectifs.

Calendula suffruticosa Vahl ($2n = 28$). — Noyaux semi-réticulés ; chromocentres granuleux bien marqués (15 à 20).

Arctotidées. *Arctotis stœchadifolia* Berg. — Noyaux réticulés à calotte ou à chromocentres collectifs réticulés.

(1) Espèce appartenant à la section *Annui*, dont nous n'avons pas étudié d'autres représentants.

Cynarées. *Echinops sphaerocephalus* L. ($2n = 32$). — Même structure nucléaire que l'espèce précédente.

Xeranthemum annuum L. ($2n = 12$). — Structure nucléaire intermédiaire entre les types semi-réticulé et réticulé, 2-4 chromocentres collectifs compacts.

Arctium (= *Lappa*) *minus* Schrank ($2n = 32$). — Même structure nucléaire que l'espèce précédente.

Cirsium sp. — Même structure nucléaire que l'espèce précédente.

Onopordon Acanthium L. ($2n = 34$). — Noyaux très peu chromatiques ; petits chromocentres de forme irrégulière (12 à 14 au maximum), existence probable d'un léger réseau.

Saussurea albescens Hook. — Structure nucléaire intermédiaire entre les types réticulé et semi-réticulé, chromocentres collectifs.

Serratula radiata Beib. ($2n = 60$). — Noyaux à réseau fin, mais net et bien colorable (type semi-réticulé) ; chromocentres de forme irrégulière, le plus souvent collectifs.

Centaurea hypoleuca DC. — Noyaux réticulés à calotte ou à chromocentres collectifs réticulés.

Cnicus benedictus L. — Réseau fin colorable en rose ; chromocentres collectifs.

Liguliflorées

Cichoriées. *Catananche caerulea* L. — Noyaux à réseau dense, très chromatique ; 2-3 chromocentres ponctiformes.

Cichorium Endivia L. ($2n = 36$) ; *C. Intybus* L. ($2n = \text{ca. } 18$). — Noyaux à réseau fin, colorable en rose ; chromocentres granuleux pouvant s'agglomérer en chromocentres collectifs.

Leontodon hastilis L. — Noyaux réticulés ; calotte proximale un peu plus chromatique que la région distale.

Picris hieracioides L. ($2n = 10$). — Réseau léger, colorable en rose, plus ou moins net suivant les noyaux ; gros chromocentres ovoïdes correspondant aux régions proximales des chromosomes, en quantité égale ou inférieure au nombre chromosomique.

Crépidinées. *Chondrilla Juncea* Ledeb. ($2n = 30$). — Noyaux à fin réseau, colorable en rose (type semi-réticulé) ; chromocentres granuleux correspondant à la région proximale des chromosomes.

Mulgedium Bourgaei Boiss. ($2n = 16$). — Noyaux euréticulés, calotte proximale plus colorable.

Lactuca denticulata ($2n = 20$). — D'après HEITZ (1929-1932), noyaux à euchromocentres en nombre inférieur au nombre chromosomique.

Lactuca perennis L. ($2n = 18$). — Noyaux à réseau net, colorable en rose (type semi-réticulé) ; chromocentres collectifs.

Picridium sp. — Noyaux réticulés à calotte ou à chromocentres collectifs réticulés.

Crepis virens L. ($2n = 6$). — Noyaux à réseau dense ; tendance à la formation d'une calotte proximale plus chromatique.

Crepis setosa Hall. ($2n = 8$). — Noyaux réticulés à réseau dense ; petits chromocentres granuleux.

Crepis biennis L. ($2n = 40$). — Noyaux plus volumineux à réseau plus dense que ceux des deux espèces précédentes ; chromosomes plus grêles et un peu plus courts ; quelques chromocentres granuleux (4-5) ; région proximale légèrement plus chromatique que le reste du noyau.

Hieracium pulmonaroides Spreng ($2n = 27$) ; *H. sabaudum* L. ($2n = 27$). — Noyaux très chromatiques ; réseau dense dont la région proximale est légèrement plus colorable que la partie distale.

CONSIDÉRATIONS RELATIVES AUX STRUCTURES NUCLÉAIRES OBSERVÉES CHEZ LES COMPOSÉES

Le diagramme nucléaire XXV résume l'étude qui a été faite chez les Composées. On y remarque aussitôt la grande fréquence des types nucléaires riches en chromatine ; euréticulés et réticulés, qui passent progressivement au type semi-réticulé. Chez aucune de ces espèces nous n'avons observé de noyaux typiquement aréticulés à euchromocentres. Cependant une telle structure a été décrite par HEITZ (1932) chez *Lactuca denticulata* et *Helipterum corymbiflorum*, mais ces observations ont été faites sur des préparations colorées à l'hématoxyline qui ne permettent pas de déceler l'existence de fins réseaux. Cependant, comme le nombre des espèces que nous avons examinées est très faible par rapport au nombre élevé qu'en comporte cette importante famille, il est possible que des études plus étendues y révèlent l'existence de ce type. Du reste, dans nos investigations, nous avons trouvé chez *Picris hieracoides*, *Senecio elegans*, des noyaux presque euchromocentriques, placés en intermédiaires entre les types III₁ et IV.

Les observations que nous avons faites sont trop succinctes pour donner lieu à des considérations relatives au rapport entre la répartition des différents types nucléaires et la Systématique de la famille. Nous noterons simplement que noyaux semi-réticulés et réticulés ou euréticulés coexistent parfois dans des genres appartenant à la même tribu et que dans les deux sous-familles, Tubuliflorées et Liguliflorées les divers types nucléaires ont été rencontrés.

Des variations importantes dans la structure du noyau ont été enregistrées dans le genre *Senecio* où les neuf espèces observées ont été représentées par quatre cercles. Les trois premiers (25), (26), (27), se situent dans des régions voisines du diagramme nucléaire et correspondent à des noyaux bien chromatiques ; le quatrième (28), correspond à *S. elegans*, chez qui les chromosomes sont beaucoup plus courts, le réseau fortement décoloré et où il existe des chromocentres granuleux.

Chez *Crepis* dont nous n'avons observé que trois espèces, des variations consistant surtout en des différences dans le nombre des chromocentres ont été observées. D'autre part, le réseau des noyaux de *Crepis biennis* ($2n = 40$) est, malgré des chromosomes plus courts et plus

grêles, plus dense que celui de *C. virens* ($2n = 6$) ou de *C. setosa* ($2n = 8$). Cette variation de densité est en rapport avec des nombres très différents de chromosomes : la quantité des chromonèmes déroulés étant beaucoup plus grande dans la première espèce que dans la seconde.

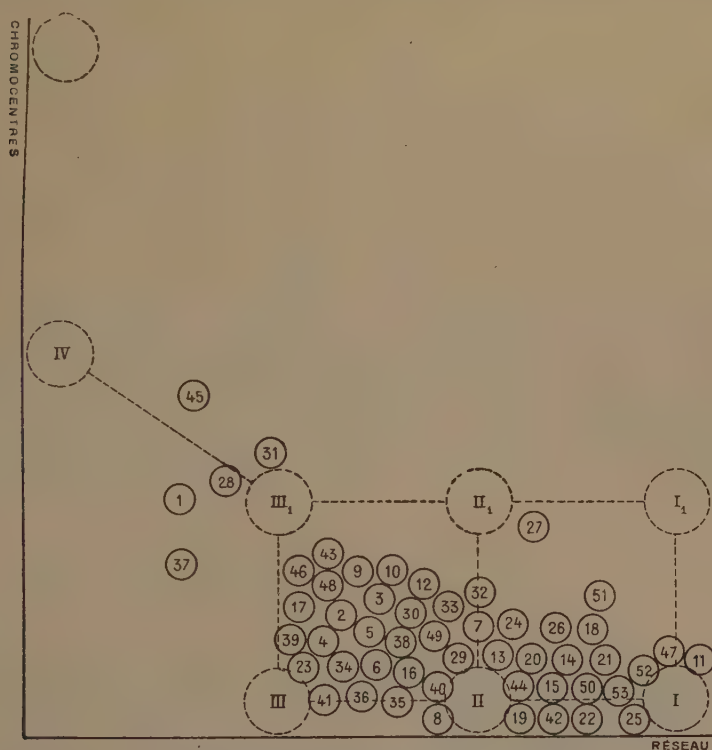


Diagramme nucléaire XXV : Composées.

- (1) *Vernonia eminens* Bisch. ; (2) *Eupatorium triplinerve* Vahl. ; (3) *Ageratum Hous-
tonianum* Mill. ; (4) *Bellis perennis* L. ; (5) *Solidago Shortii* Torr. ; *S. rigida* L. ;
(6) *Boltonia asteroides* L'Hérit. ; (7) *Aster radula* Less. ; (8) *Erigeron speciosus*
D. C. ; (9) *Baccharis halimifolia* L. ; (10) *Inula squarrosa* Bernh. ; *I. thapsoides*
Boiss. ; (11) *Lindheimera tazana* A. Gr. ; (12) *Zinnia elegans* Jacq. ; (13) *Helian-
thus annuus* L. ; (14) *Actinomeris tetraptera* D. C. ; (15) *Coreopsis pubescens* Ell. ;
(16) *Dahlia variabilis* Desf. ; (17) *Galinsoga parviflora* Cav. ; (18) *Anthemis*
Cotula L. ; (19) *Anacyclus radiatus* Loisel ; (20) *Achillea Millefolium* L. ; *A. ligus-
tica* Vis. ; (21) *Matricaria inodora* L. ; (22) *Chrysanthemum segetum* L. ; (23) *Tussil-
ago farfara* L. ; (24) *Petasites albus* (L.) Gärtn. ; (25) *Senecio subscandens* Hochst ;
S. Deucareyi Humbert ; *S. odoratus* Sch. ; *S. campherii* ; *S. crassusculus* D. C. ;
S. Doronicum L. ; (26) *Senecio adonifolius* Loisel ; (27) *Senecio tropaneolifolius*
Mac Owan ; (28) *Senecio elegans* L. ; (29) *Doronicum Pardalianches* L. ; (30) *Di-
morphotecta dentata* Herv. ; (31) *Calendula suffruticosa* Vahl. ; (32) *Arctotis stoe-
chadifolia* Berg. ; (33) *Echinopsphaerocephalus* L. ; (34) *Xeranthemum annuum* L.
(35) *Arctium minus* Schrank ; (36) *Cirsium* sp. ; (37) *Onopordon Acanthium* L. ;
(38) *Saussurea albens* Hook ; (39) *Serratula radiata* Beib. ; (40) *Centaurea*
hypoleuca D. C. ; (41) *Cnicus benedictus* L. ; (42) *Catananche cærulea* L. ; (43) *Ci-
chorium Endivia* L. ; *C. Intybus* L. ; (44) *Leontodon hastilis* L. ; (45) *Picris hiera-
cioides* L. ; (46) *Chondrilla Juncea* Ledeb. ; (47) *Mulgedium Bourgaei* Boiss. ;
(48) *Lactuca perennis* L. ; (49) *Picridium* sp. ; (50) *Crepis virens* L. ; (51) *Crepis*
setosa Hall. ; (52) *Crepis biennis* L. ; (53) *Hieracium pulmonaroides* Spreng. ;
H. sabaudum L.

Entre I et II nous trouvons des noyaux euréticulés-réticulés, à réseau dense, le plus souvent uniformément chromatique (*Lindheimera*, *Matricaria*, *Catananche*, etc.), parfois marquant une légère tendance à la formation d'une calotte proximale plus chromatique (*Crepis virens*, *C. biennis*, *Mulgedium*, etc.); les chromocentres y sont généralement peu nombreux. Au type II correspondent des noyaux réticulés, avec ou sans chromocentres, moins volumineux et moins chromatiques que ceux dont nous venons de parler. Les chromosomes y sont en moyenne un plus peu courts (4 à 5 μ). Dans certaines espèces, on observe que la région proximale forme une calotte nettement plus chromatique que le reste du noyau (*Leontodon*, *Anacyclus*), qui forme un seul amas, ou bien, se divise en plusieurs plages où la structure chromonématique est bien visible (*Arctotis*, *Echinops*, *Centaurea*, *Doronicum*, *Aster*). De cette dernière organisation on passe insensiblement aux noyaux semi-réticulés à chromocentres collectifs, chez lesquels le réseau, qui emplit de façon homogène tout l'enchylème, est fortement décoloré, les parties proximales des chromosomes étant seules bien chromatiques et formant des amas de formes irrégulières souvent compacts (*Lactuca*, *Cichorium*, *Cnicus*).

Dans certaines espèces, le noyau présente un fin réseau et des chromocentres simples granuleux et ovoïdes (*Calendula*, *Senecio elegans*, *Vernonia*); la décoloration du réseau pouvant y être très poussée.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Trois points principaux, correspondant à trois phases dans un approfondissement progressif de la discussion, seront considérés. Tout d'abord, par un simple regroupement des faits, nous mettrons en évidence les résultats obtenus dans le cadre de la Systématique. Ensuite, nous analyserons les facteurs immédiats dont dépend la structure nucléaire et discuterons la classification des divers types distingués à la fin de la première partie de notre travail. Enfin, nous rechercherons si l'on peut découvrir, à ces structures, des causes plus profondes, et discerner entre elles des enchaînements.

LES STRUCTURES NUCLÉAIRES CHEZ LES PHANÉROGAMES

Après une vue d'ensemble sur la répartition des différents types nucléaires chez les Phanérogames, nous examinerons les caractères de cette répartition dans le cadre de la famille, puis du genre, ce qui nous permettra d'envisager l'utilisation possible des caractères du noyau quiescent pour préciser les affinités entre les espèces.

VUE D'ENSEMBLE
SUR LA RÉPARTITION DES DIFFÉRENTS TYPES NUCLÉAIRES
CHEZ LES PHANÉROGAMES

Remarquons, tout d'abord, qu'il n'existe aucun type caryologique, pas plus du reste qu'aucun nombre chromosomique, caractéristique d'un groupe systématique étendu : les mêmes structures nucléaires s'observent dans des espèces, familles, ordres, classes, très différents ; cependant, la répartition des divers types ne paraît pas la même dans les Gymnospermes d'une part et les Angiospermes d'autre part, non plus du reste que chez Monocotylédones et Dicotylédones.

Chez les Gymnospermes, l'existence de noyaux d'aspect granuleux, à nombreux chromocentres, est fréquente ; nous avons personnellement observé ce type nucléaire chez dix espèces sur quinze étudiées, mais des chiffres beaucoup plus élevés sont atteints si l'on ajoute à nos observations celles d'EICHORN (1931) qui avait déjà signalé la présence de ces noyaux chez de nombreux Conifères. Chez les Angiospermes, par contre, ce type paraît peu fréquemment réalisé ; il n'a été décrit que 13 fois parmi plus de 500 genres qui ont été observés (1). Il est aussi intéressant de constater que ces noyaux aréticulés à nombreux chromocentres sont observables aussi chez une plante archaïque, comme le *Psilotum*.

La répartition des divers types nucléaires ne paraît pas la même non plus chez les Monocotylédones et chez les Dicotylédones. Nous avons calculé qu'il a été observé 56 p. 100 de genres à noyaux riches en chromatine, de structure euréticulée et réticulée chez les Monocotylédones et 27 p. 100 seulement chez les Dicotylédones. Pour la première classe, les genres à noyaux pauvres en chromatine, de structure semi-réticulée ou aréticulée à euchromocentres atteignent 44 p. 100 et le dernier type n'est que rarement réalisé (12 p. 100). Chez les Dicotylédones, les noyaux pauvres en chromatine sont beaucoup plus répandus (73 p. 100). Dialypétales et Gamopétales donnent respectivement 22 p. 100 de noyaux euréticulés et réticulés pour les premières et 32 p. 100 pour les secondes.

Le nombre d'espèces dont la structure nucléaire est actuellement connue paraît infime quand on le compare à celui des espèces existantes. Il est donc possible que les pourcentages que nous avons calculés soient modifiés par des études ultérieures ; cependant, comme les espèces qui ont été ainsi observées appartiennent à des familles très variées, on peut penser que les chiffres obtenus sont, au moins dans leur ordre de grandeur, l'image d'une réalité. On constate ainsi un « enrichissement général » en chromatine quand on passe des Dialypétales aux Gamopétales d'une part et, surtout, de l'ensemble des Dicotylédones aux Monocotylédones.

(1) Ces calculs ont porté sur 646 genres en tout, observés par nous-même ou par différents auteurs. Les genres où plusieurs espèces ont été examinées ont été comptés pour un ; ceux chez qui des structures nucléaires très variées ont été décrites n'entrent pas dans cette statistique.

Aucun type nucléaire n'est caractéristique d'un groupe systématique étendu et il n'existe certainement pas de relations étroites entre l'organisation caryologique et les caractères écologiques (par exemple les plantes aquatiques peuvent avoir des noyaux de structures très variées). Cependant, il est très intéressant de noter la grande fréquence des noyaux peu chromatiques chez les Dicotylédones arborescentes. Salicacées, Juglandacées, Bétulacées, Fagacées, Ulmacées, Moracées, Ranales arborescentes, Rosacées et Légumineuses arborescentes, Sapindales, Tiliacées, Sterculiacées, Myrtacées, Gamopétales arborescentes (*Paulownia*, *Catalpa*) ont des noyaux aréticulés à euchromocentres ou semi-réticulés à chromocentres proximaux granuleux. On ne peut évidemment dire que les noyaux présentant ces types nucléaires, pauvres en chromatine, caractérisent les Angiospermes arborescentes puisqu'on les trouve aussi dans des familles herbacées (Cypéracées, Broméliacées, Rosacées, Légumineuses, Malvacées, Borraginacées, Labiées, Cucurbitacées, etc...) et qu'ils coexistent chez des espèces de même famille à appareil végétatif herbacé ou ligneux (Rosacées, par exemple). Ce qu'il faut remarquer surtout, c'est la rareté des noyaux riches en chromatine chez les Angiospermes (1) arborescentes qui s'opposent par là aux Gymnospermes, groupe essentiellement ligneux, dont les noyaux sont très chromatiques. Des noyaux réticulés ont été observés parfois (*Ulmus*, *Illicium*) chez les arbres appartenant aux Dicotylédones mais, à notre connaissance, aucune espèce n'y présente de noyaux euréticulés. Chez quelques arbustes (*Cestrum*, *Sambucus*), des noyaux très riches en chromatine existent cependant, mais les familles où nous avons trouvé le plus fréquemment des noyaux euréticulés et réticulés sont typiquement herbacées (Graminées, Liliacées, Renonculacées, Composées).

La pauvreté en chromatine de la plupart des Angiospermes arborescentes est en rapport avec la petite taille des chromosomes ; à ce sujet, notons que DARLINGTON et JANAKI AMMAL (1945) confirment nos observations, disant que l'on trouve toujours des petits chromosomes dans les espèces ligneuses et remarquent qu'ils coexistent avec des nombres de base élevés.

LES VARIATIONS DU TYPE NUCLÉAIRE DANS LA FAMILLE

Nous envisagerons ici successivement les trois points suivants : les caractères généraux de la répartition des divers types nucléaires dans les familles étudiées ; les relations existant entre les structures nucléaires et les données chromosomiques ; enfin, les relations existant entre la répartition des divers types nucléaires et les subdivisions systématiques de la famille.

Répartition des divers types nucléaires dans la famille. — Cette question sera examinée en considérant les divers diagrammes nucléaires

(1) Il s'agit surtout des Dicotylédones ; chez les Monocotylédones, les arbres sont représentés surtout par les Palmiers qui n'ont été que très peu étudiés.

qui ont été faits. Chacun d'eux présente des caractères particuliers ; cependant, en examinant leur ensemble, deux constatations peuvent être faites :

1° Dans le plus grand nombre d'entre eux, les numéros qui représentent les espèces ne se répartissent pas au hasard sur toute la surface du graphique, mais se groupent, pour la plupart, autour d'un ou de plusieurs types principaux : noyaux aréticulés à euchromocentres pour les Broméliacées, Cypéracées, Cucurbitacées ; semi-réticulés pour les Rosacées, Aracées, Hydrocharitacées ; aréticulés et semi-réticulés pour les Légumineuses, Malvacées, Labiées ; réticulés et euréticulés chez les Butomacées, Alismacées, Liliacées, Renonculacées, Composées. On peut donc parler du « type nucléaire principal » d'une famille, mais ce type doit être conçu dans un sens très large, pouvant englober des organisations assez variées, mais cependant proches les unes des autres ; par exemple, dans les noyaux réticulés, il englobera noyaux sans chromocentres, à chromocentres, ou encore à calotte. Souvent même, il pourra comprendre plusieurs types fondamentaux voisins ; par exemple, noyaux euréticulés et réticulés chez les Liliacées ou les Renonculacées.

2° A côté du « type caryologique principal », rencontré le plus fréquemment, existent presque toujours d'autres structures nucléaires : noyaux aréticulés ou presque aréticulés euchromocentriques chez les Renonculacées ; noyaux semi-réticulés chez les Liliacées, les Graminées, les Composées ; noyaux réticulés chez les Légumineuses, etc... Dans la plupart des cas, on passe graduellement du type « principal » aux types « secondaires ».

Chez les Borraginacées, étudiées par DE LITARDIÈRE (1941), les noyaux à euchromocentres sont les plus répandus ; chez les Papavéracées (M^{lle} JOUVENEL-MARCILLAC, 1942) et chez les Silénoidées (FAVARGER, 1946), on trouve tous les intermédiaires entre noyaux réticulés et noyaux presque aréticulés à chromocentres proximaux.

Chez les Ombellifères, on peut difficilement déterminer un « type nucléaire principal » car la localisation des espèces sur le diagramme est très fragmentée ; il existe plusieurs organisations caryologiques qui présentent presque toutes un caractère commun, une forte hétérochromaticité de la région proximale des chromosomes.

Structure nucléaire et caractères chromosomiques dans la famille. — Dans les courtes discussions qui ont suivi l'exposé des observations faites dans les grandes familles, nous avons séparé d'un côté les noyaux très chromatiques de structure euréticulée ou réticulée, à chromosomes longs, et d'un autre côté les noyaux semi-réticulés et aréticulés à chromosomes courts. Les familles qui présentent des types nucléaires très variés sont celles dont les espèces possèdent des caryotypes très différents relativement à la taille moyenne des chromosomes (ex. Graminées, Renonculacées, Solanacées, etc...). Au contraire, les familles où nous n'avons observé qu'un seul type nucléaire, ou plusieurs types très voisins, sont celles où la taille moyenne des chro-

mosomes était à peu près constante dans toutes les espèces étudiées (Alismacées, Butomacées, Broméliacées, Cucurbitacées, Juglandacées, Fagacées, Rosacées, etc...).

Dans quelques familles, il existe des lignées d'espèces caractérisées par des chromosomes de taille voisine, un même nombre de base, et dont les noyaux possèdent des organisations analogues pendant l'interphase. Il en est ainsi chez les Renonculacées où les espèces à chromosomes longs (type *Ranunculus*) où les noyaux sont euréticulés et réticulés ont des nombres de base égaux le plus souvent à 8 ou 6 tandis que, chez les espèces à chromosomes courts (type *Thalictrum*), à noyaux voisins du type euchromocentrique, les nombres de base sont surtout de 7 ou 9. De même chez les Graminées, les séries festu-coïde et panicoïde peuvent être caractérisées dans une certaine mesure par leur structure nucléaire (euréticulée et réticulée chez les Festu-coïdées, semi-réticulée et aréticulée à euchromocentres chez les Panicoïdées), leurs nombres chromosomiques et la taille de leurs chromosomes.

Dans d'autres familles, les observations que l'on peut faire sont très différentes. Par exemple, chez les Ombellifères, où les nombres chromosomiques sont relativement peu variés, $n = 8$ (ou 7) et $n = 11$ étant fréquent, on trouve ces chiffres à la fois dans des espèces à noyaux peu chromatiques (à euchromocentres, ou semi-réticulés) ou très chromatiques (réticulés, à calotte ou presque aréticulés à nombreux chromocentres).

Structure nucléaire et division systématique de la famille.

— Nous avons fréquemment observé, au cours de notre travail, que des espèces morphologiquement voisines, placées dans une même tribu, possédaient des structures nucléaires analogues ou très proches les unes des autres. En voici quelques exemples.

Chez les Aracées, Pothoées, Monstérées et Arées, on observe des noyaux semi-réticulés à chromocentres souvent collectifs ; les Liliacées, Asphodélinées, Aloïnées, Alliées, Tulipées, Scillées ont des noyaux euréticulés et réticulés ; *Tamus* et *Dioscorea* des Dioscoracées ont des noyaux aréticulés à euchromocentres ; M^{me} EFTIMIU-HEIM (1941) décrit chez les Ophrydées (Orchidacées) un réseau léger et des chromocentres ; d'après FAVARGER (1946), les Dianthées ont des noyaux semi-réticulés à chromocentres ; chez les Légumineuses, les espèces appartenant aux Génistées (moins *Crotalaria*), Trifoliées, Viciées (moins *Cicer* et *Abrus*), Phaséolées (plus *Abrus*) ont dans chaque tribu une même structure nucléaire ; la tribu des Solanées (Solanacées) présente une certaine homogénéité nucléaire si l'on en excepte le genre *Cyphomandra* ; les espèces étudiées appartenant aux tribus des Hémi-méridées, Antirrhinées, Digitalées de la famille des Scrophulariacées ont des noyaux se rattachant au type euchromocentrique.

Cependant, cette première constatation n'a rien d'absolu, car, dans ces mêmes grandes familles, où nous avons pris des exemples tout à l'heure, il n'y a pas de concordance exacte entre la répartition des

différents types nucléaires et la taxonomie, et dans une même tribu ou sous-tribu peuvent exister des plantes caryologiquement très différentes ; il en est ainsi, par exemple, chez les Amminées et Sésélinées (Ombellifères), les Galégées (Légumineuses), les Cichoriées (Composées), les Anchusées (d'après DE LITARDIÈRE, 1941 ; Borraginacées), etc... Dans les grandes familles à enchaînement, où une évolution morphologique peut être déterminée, il n'existe pas toujours une évolution parallèle de la structure nucléaire, des noyaux de structures très différentes ayant été observés dans des espèces considérées comme à un même stade d'évolution. Il en est ainsi chez les Aracées et les Renonculacées, et on peut alors penser qu'une même évolution morphologique a pu être réalisée parallèlement à travers deux caryotypes très différents. Chez les Légumineuses et les Graminées, les sous-familles considérées comme primitives (Césalpinoïdées et Mimosoïdées, d'une part, Bambusoïdées d'autre part) ont des noyaux peu chromatiques et des chromosomes courts, tandis que dans les formes considérées comme plus évoluées, on trouve à la fois des noyaux très chromatiques, réticulés ou euréticulés, à chromosomes longs (Viciées, Festucoïdées) et des noyaux semi-réticulés ou euchromocentriques (Phaséolées et Génistées ; Panicoïdées). Dans ce cas, certains ensembles taxonomiques (sous-familles dans le cas des Graminées, tribus dans le cas des Légumineuses) peuvent être caractérisés, dans une certaine mesure par leur caryologie.

Dans la sous-famille des Silénoïdées, FAVARGER (1946) note une réduction de la chromaticité du noyau (passage du type euréticulé au type semi-réticulé, presque aréticulé) parallèlement à la réduction du nombre des carpelles en allant des Lychnidiées aux Dianthées.

LE TYPE NUCLÉAIRE DANS LE GENRE

L'examen du comportement de l'organisation caryologique dans des espèces appartenant à un même genre permet de compléter et de préciser les résultats apportés par l'étude des variations des structures nucléaires dans la famille. Nous examinerons tout d'abord le cas où des espèces réunies dans un même genre ont même structure nucléaire, et où les variations que l'on peut observer sont de faible amplitude, et, enfin, le cas où il y a coexistence de types variés.

Des espèces réunies dans un même genre ont fréquemment une structure nucléaire analogue ; ceci apparaît dans de très nombreux travaux, où, après la liste des espèces examinées, est donnée la description commune de leurs caractères caryologiques. Ainsi, on observe des noyaux aréticulés à euchromocentres dans différentes espèces de *Potamogeton*, *Pitcairnia*, *Bilbergia*, *Aquilegia*, *Acacia* (EICHHORN, 1938 ; M^{lle} CHEVALIER, 1945) ; *Mentzelia* et *Blumenbachia* (HAMEL, 1938) ; *Oenanthe*, *Asclepias* et *Cynanchum* (DOULAT, 1943) ; *Salvia* (9 espèces sur 10 étudiées, BENOIST, 1937) ; *Anchusa* (DE LITARDIÈRE), etc... ; des noyaux semi-réticulés à chromocentres granuleux, rarement collectifs chez *Brachypodium*, *Panicum*, *Orchis* et *Ophrys* (M^{me} HEIM,

1941), *Calamintha*, *Eupatorium*, etc...; des noyaux semi-réticulés à chromocentres collectifs chez *Arum*, *Physalis*, *Datura*; des noyaux réticulés à calotte chez *Hordeum*, *Agapanthus*, *Delphinium*, *Smyrniun*, *Peucedanum*; des noyaux réticulés chez *Poa*, *Melica* (DOULAT, 1943); *Onosma* (DE LITARDIÈRE, 1941) etc...; des noyaux euréticulés chez *Avena*, *Bromus*, *Lolium*, *Anemone*, *Ranunculus*, etc...; des noyaux à nombreux chromocentres dans de nombreux genres de Conifères, *Pinus*, *Abies*, *Picea* (d'après EICHHORN, 1931).

Il existe chez les diverses espèces des genres précités, une grande analogie d'organisation nucléaire, se révélant même dans ce qu'on pourrait appeler les caractères secondaires de structure, tels que la présence d'une calotte proximale plus chromatique, de chromocentres collectifs, de chromocentres en nombres voisins, etc... Cette homogénéité de structure est liée à une grande constance de la taille des chromosomes; par contre, des variations dans le nombre chromosomique, même assez importantes (du simple au double) ne paraissent pas affecter de façon sensible l'apparence nucléaire (on peut noter une augmentation proportionnelle du nombre des euchromocentres).

Si dans beaucoup de cas il existe une grande analogie des caractères caryologiques chez des espèces réunies dans un même genre, il est cependant parfois possible de distinguer ces dernières par l'examen de leur structure nucléaire.

La présence ou l'absence de chromocentres, ou encore la variation de leur nombre sans rapport direct avec les nombres chromosomiques ont été plusieurs fois observées dans les espèces d'un même genre. Citons à ce sujet les observations de HEITZ (1932) qui, chez *Vicia*, remarqua que le nombre et la position des chromocentres variaient suivant les espèces. Chez le genre *Allium*, nous avons constaté la présence de chromocentres en nombre assez grand chez *A. globosum*, *A. senescens*, *A. rotundum*, *A. Cepa*, alors qu'il n'y en a pas, ou très peu, chez *A. odorum*, *A. flavum*. Des variations dans la taille de ces organites sont aussi discernables; chez *A. paniculatum*, par exemple, ils sont plus gros que dans les noyaux des autres espèces. Des observations de même ordre ont été faites aussi chez *Helleborus*, *Cynosurus*, *Nicotiana*, *Phacelia*, dont les espèces étudiées se distinguent caryologiquement par des nombres de chromocentres différents, alors que les nombres chromosomiques sont généralement les mêmes ou très voisins.

Les variations peuvent porter sur la taille et la forme des chromocentres, le type nucléaire demeurant cependant constant, ainsi que DE LITARDIÈRE l'a observé dans le genre *Echium*, où il distingue des espèces où tous les euchromocentres sont homomorphes, alors que, chez d'autres, certains sont plus volumineux et hétéromorphes. De même, il existe chez *Malva parviflora* des euchromocentres de plus petite taille que chez les autres espèces de Mauve étudiées.

Des espèces du même genre peuvent aussi se distinguer par de légères variations dans la colorabilité ou la densité du réseau, comme nous l'avons noté par exemple chez *Chloris*, *Anoda*, *Solanum*. Dans ce dernier genre, les noyaux de *S. tomatillo* tendent vers le type aréticulé

à euchromocentres tandis que ceux de la plupart des autres espèces étudiées sont du type semi-réticulé ; *S. Sisymbriifolium* se différencie aussi de cet ensemble par des noyaux plus colorables, où le réseau est plus chromatique, présentant un plus grand nombre de chromocentres collectifs ; dans cette dernière espèce, les chromosomes sont un peu plus allongés que chez les autres.

Chez *Crepis*, les noyaux des trois espèces que nous avons étudiés se distinguent par quelques détails de structure ; il est intéressant de constater que *C. biennis* possède des noyaux plus volumineux, à réseau plus dense que *C. setosa* et *C. virens* bien qu'ayant des chromosomes légèrement plus petits et moins épais ; ceci est en rapport avec une différence importante dans les nombres chromosomiques des espèces considérées (40 chez la première, 8 et 6 chez les deux autres).

Examinons maintenant les deux cas de *Lavatera* et d'*Althaea*, qui nous permettent de comparer deux genres voisins appartenant à la même famille. Chez les quatre espèces de *Lavatera* étudiées nous avons observé des types nucléaires différents : aréticulé (*L. arborea*), semi-réticulé (*L. trimestris*), et presque réticulé (*L. olbia*, *L. cachemiriana*) ; ces différentes structures nucléaires, de chromatocité croissante, et à réseau de plus en plus développé, sont en rapport direct avec une augmentation de la longueur des chromosomes. Chez *Althaea*, par contre, les chromosomes d'*A. officinalis*, à noyaux presque réticulés, ne sont pas sensiblement plus grands que ceux d'*A. rosea* et d'*A. sulphurea* dont les noyaux sont presque aréticulés.

Enfin, dans certains genres, on a observé des noyaux de types variés. Ceci a été signalé par DE LITARDIÈRE chez *Echium* (1941), par DOULAT chez *Plantago* (1943) et par FAVARGER chez *Silene*, *Heliosperma*, *Saponaria*, *Dianthus* (1946) ; dans tous ces cas, les variations de structure étaient en connexion avec des variations dans la taille des chromosomes : les noyaux les plus chromatiques (structure réticulée) correspondant aux caryotypes à chromosomes longs, les moins chromatiques (aréticulés ou semi-réticulés) à des caryotypes à chromosomes plus courts.

Personnellement, nous avons fait des observations du même ordre chez les genres *Senecio* et *Euphorbia*. Chez *Senecio*, dont nous avons observé neuf espèces, cinq d'entre elles possèdent des noyaux du type euréticulé et des chromosomes longs ; deux ont un réseau moins important et des chromocentres (en plages réticulées chez *S. adonifolius*, en granulations chez *S. tropæolifolius*), les chromosomes y étant plus courts que chez les espèces précédentes ; enfin, *S. elegans* s'éloigne nettement des autres espèces par ses noyaux peu chromatiques, à réseau fin peu colorable, et à chromocentres bien marqués ; les chromosomes y sont très courts (2 à 3 μ). Chez les Euphorbes, où nous avons aussi trouvé plusieurs types nucléaires des constatations de même ordre peuvent être faites (voir p. 99).

UTILISATION DES CARACTÈRES
DU NOYAU QUIESCENT EN SYSTÉMATIQUE

La connaissance de la structure du noyau quiescent peut-elle être utilisée pour préciser les affinités entre les plantes ? Tous les auteurs qui ont étudié les structures caryologiques dans le cadre de la Systématique, BENOIST (1937), HAMEL (1937-1939), DE LITARDIÈRE (1941), BUVAT (1942-1945), FAVARGER (1946) et nous-même (1940), ont répondu par l'affirmative.

Après avoir étudié caryologiquement les Borraginacées, DE LITARDIÈRE (1941) rectifie la position systématique de quelques espèces (voir p. 115). BUVAT (1942-1945) se base sur des caractères caryologiques différents (présence de chromocentres souvent volumineux) pour séparer *Brimeura* du genre *Hyacinthus* auquel on le rattache généralement. FAVARGER (1946) rapproche le genre *Drypis* des *Dianthées* à cause de son organisation nucléaire et de la structure de l'ovaire.

Personnellement, nous avons observé que dans certains cas, les espèces d'un même genre pouvaient être distinguées les unes des autres par des caractères différents de leur structure nucléaire ; ces différences peuvent être minimales (*Solanum*, *Helleborus*), ou importantes (*Euphorbia*, *Senecio*). Si ces observations ont été trop fragmentaires pour nous permettre de faire des considérations d'ordre systématique, elles montrent néanmoins qu'une espèce doit être caryologiquement définie à la fois par le nombre, la forme de ses chromosomes et la structure de son noyau pendant l'interphase. Ce dernier caractère, généralement négligé dans les travaux de caryosystématique est certainement susceptible de renseignements intéressants.

Dans le cadre de la tribu et de la famille, nous avons aussi quelques exemples d'utilisation possible des structures nucléaires en Systématique. Ainsi, chez les Légumineuses, le genre *Abrus*, à position systématique douteuse se rattache aux Phaséolées et non aux Viciées, tant par la structure de son noyau à l'interphase, que par son nombre chromosomique ; de même, le genre *Cicer* se rapproche plutôt d'*Ononis* que de *Vicia*. Chez les Graminées, les grands groupes panicoides et festucoides sont caractérisés chacun par des types d'organisation nucléaire différents, en rapport du reste avec des différences d'ordre chromosomique. Le déplacement de certains genres (*Arundo*, *Uniola*, *Sporobolus*, *Muhlenbergia*) des Festucoidées et leur intégration aux Panicoidées se trouve encore appuyé par ces observations ; il en est de même de *Beckmannia* placé par HACKEL parmi les Chloridées et qui s'en différencie par de nombreux caractères et notamment par son organisation nucléaire, et qui doit être rattaché aux Festucées.

Examinons maintenant si la connaissance des structures nucléaires permet de préciser les affinités entre familles. Les variations qui ont été observées dans une même famille, ou un même genre, montrent que ce critère doit être employé avec d'autant plus de prudence que l'on s'adresse à des unités systématiques plus étendues. Quelques constatations peuvent néanmoins être faites. Rappelons tout d'abord

l'homogénéité relative de l'organisation nucléaire chez les Gymnospermes: des noyaux de structure aréticulée à nombreux chromocentres, ou tendant vers ce type, sont rencontrés dans les diverses familles de ce groupe. Chez les Angiospermes, la rencontre de mêmes types nucléaires dans des familles affines est assez fréquente. Par exemple, Juglandacées, Bétulacées, Fagacées ont une organisation nucléaire analogue. De même, les Berbéridacées ont des noyaux euréticulés et réticulés comme la plus grande partie des Renonculacées, tandis que, dans l'ensemble des Ranales arborescentes, les noyaux sont aréticulés et semi-réticulés. Les structures nucléaires décrites chez les Cornacées s'intègrent très bien dans celles de l'ensemble des Umbellifères et il en est de même en ce qui concerne Sterculiacées et Malvacées, Bignoniacées et Scrofulariacées, Amaryllidacées et Liliacées. Rappelons aussi que les genres réunis par HUTCHINSON dans la famille des Agavacées ont des noyaux (*Yucca*, *Agave*, *Phormium*, *Sansevieria*) qui, de façon générale, sont moins chromatiques que ceux observés habituellement chez Liliacées et Amaryllidacées.

Notons dans le même ordre d'idées que la structure nucléaire (noyaux à euchromocentres) semble préciser les affinités des Cucurbitacées avec les Bégoniacées et Datisacées plutôt qu'avec les Campanulacées. Enfin, il est intéressant de constater que les familles que l'on considère habituellement comme établissant une liaison morphologique entre Dicotylédones et Monocotylédones, Renonculacées d'une part, Alismacées et Butomacées d'autre part, ont des noyaux riches en chromatine, réticulés ou euréticulés.

Nous terminerons cette partie en notant l'infinie variabilité des cas considérés : chaque famille, chaque tribu, chaque genre et peut-être chaque espèce, se présente au point de vue de la structure nucléaire suivant des modalités qui lui sont propres. En effet, nous avons rencontré, au cours de cette étude, des familles, mêmes importantes, qui présentaient une homogénéité caryologique presque totale (Rosacées, Broméliacées, Cypéracées, Cucurbitacées), tandis que certains genres (*Euphorbia*, *Senecio*) nous montraient de grandes variations. Les remarques que l'on peut énoncer à ce sujet sont les mêmes que celles qui peuvent être faites en considérant les nombres chromosomiques : là aussi, les diverses familles et genres se comportent différemment, tant au point de vue des nombres de base qui peuvent être plus ou moins divers, que de la polyploidie dont le degré et la fréquence varient suivant les cas. Le parallélisme fréquent des résultats donnés par l'étude de la structure du noyau interphasique et ceux obtenus en se basant sur les nombres et la taille des chromosomes, montre que ces études ne devraient pas être séparées. Notamment, la description de la structure du noyau quiescent complèterait de façon intéressante les simples numérations chromosomiques effectuées pendant la méiose, et dans laquelle les auteurs ne se préoccupent pas, le plus souvent, de la taille ou de la forme des chromosomes. En effet, à des nombres chromosomiques égaux peuvent correspondre des caryotypes très différents (Umbellifères, par exemple) ; une rapide description du type nucléaire

interphasique peut donner une idée du degré général de chromaticité du noyau et de la taille des chromosomes.

Un type caryologique principal, conçu largement, peut caractériser des groupes systématiquement assez étendus (famille, tribus, genres, suivant les cas). Si dans ces groupes il existe des genres ou sous-genres dont les espèces sont caryologiquement très différentes, c'est la structure nucléaire des plus primitives — au moins en ce qui concerne les nombres chromosomiques — qui devra être prise en considération si l'on veut préciser des affinités entre différentes sections taxonomiques. Dans des études plus précises, la présence ou l'absence de chromocentres, l'existence d'une calotte proximale plus chromatique ou de chromocentres collectifs devraient être considérées ; toutes ces formations, en effet, peuvent servir à distinguer les espèces, bien que leur sens génétique et physiologique nous échappe encore (1).

LES FACTEURS IMMÉDIATS DES STRUCTURES NUCLÉAIRES

En tenant compte de la totalité des renseignements obtenus, tant par l'étude qui nous a permis de définir quelques types-repères de structures nucléaires, que par les observations réalisées dans le cadre de la Systématique, nous déterminerons quels sont les différents facteurs chromosomiques qui concourent à la réalisation de la structure du noyau quiescent ; puis nous rappellerons les caractéristiques des différents types nucléaires que nous avons décrits, en comparant la classification que nous proposons à celles données par d'autres auteurs.

FACTEURS CHROMOSOMIQUES DÉTERMINANT LA STRUCTURE NUCLÉAIRE

Les structures nucléaires pendant l'interphase présentent à la fois une profonde unité d'organisation et une grande diversité de réalisation : il y a unité fondamentale parce que les éléments structuraux observables proviennent des constituants morphologiques des chromosomes (chromonéma et matrix) ; il y a diversité, parce que les processus catachromasiques s'effectuent avec une intensité variable suivant les espèces (2). Les observations faites dans le cadre de la Systématique ont montré souvent un parallélisme entre les résultats obtenus par l'étude des structures nucléaires et par celle des chromosomes. On peut dire que la structure du noyau quiescent dépend de différents facteurs, liés aux chromosomes, qui interfèrent entre eux :

(1) La présence de chromosomes surnuméraires, fréquemment hétérochromatiques (donc donnant naissance à des chromocentres) a été signalée par quelques auteurs, DARLINGTON et THOMAS (1941), MUNTZING (1944-1945), OSTERGREN (1947) dans des plantes appartenant à une même espèce.

(2) Dans une même espèce, les divers chromosomes ne subissent pas toujours une désintégration analogue.

la taille des chromosomes, la nature et la profondeur des phénomènes catachromasiques, le nombre chromosomique ; enfin, dans les tissus différenciés, une évolution peut avoir lieu et apporter des modifications à l'organisation nucléaire.

La structure nucléaire et la taille des chromosomes

Nous avons noté bien souvent, au cours de notre travail, que noyaux euréticulés et réticulés correspondaient à des chromosomes longs, tandis que noyaux semi-réticulés et aréticulés à euchromocentres se trouvaient chez des espèces à chromosomes courts. Une telle observation n'est pas nouvelle, la plupart des auteurs ayant déjà remarqué qu'habituellement les espèces à chromosomes courts possèdent des noyaux à euchromocentres (ou à prochromosomes) tandis que aux chromosomes longs correspondent des noyaux réticulés. Notre étude nous permet d'étendre la portée de cette observation et aussi de la préciser. Nous noterons tout d'abord qu'il n'existe pas de noyaux aréticulés à euchromocentres dans les espèces dont les chromosomes dépassent la longueur moyenne de $3\ \mu$, et, qu'en général, cette structure nucléaire correspond à des chromosomes de plus petite taille ($1\ \mu\ 5$ à $2\ \mu\ 5$). D'autre part, dans les noyaux à chromosomes courts ($2\text{-}3\ \mu$) des éléments filamenteux peuvent être conservés en interphase, bien qu'étant, en général, partiellement décolorés (noyaux semi-réticulés).

Le tableau suivant peut résumer les rapports existant entre la taille des chromosomes et la structure du noyau quiescent.

chromosomes $> 4\ \mu$	$\left\{ \begin{array}{l} > 5\ \mu, \text{ noyaux euréticulés} \\ 4\text{-}5\ \mu, \text{ noyaux réticulés} \\ \text{noyaux aréticulés à nombreux chromocentres} \end{array} \right\}$	avec chromocentres en nombre variable
$3\ \mu < \text{chromosomes} < 4\ \mu$	$\left\{ \begin{array}{l} \text{noyaux réticulés} \\ \text{noyaux semi-réticulés} \\ \text{noyaux aréticulés à nombreux chromocentres} \end{array} \right\}$	
chromosomes $< 3\ \mu$	$\left\{ \begin{array}{l} \text{noyaux semi-réticulés (chromosomes généralement} \\ > 2\ \mu\ 5) \\ \text{noyaux aréticulés à euchromocentres (chromosomes} \\ \text{généralement} < 2\ \mu\ 5) \end{array} \right\}$	

Ces mesures confirment et donnent une portée générale aux chiffres publiés par FAVARGER dans son étude des Silénoidées où il note une diminution de l'importance du réseau à mesure que la taille des chromosomes décroît ; l'auteur remarque qu'on « ne rencontre qu'exceptionnellement le type semi-réticulé, si les chromosomes dépassent $3\ \mu$ de long. »

De façon générale, si l'on excepte les noyaux aréticulés à nombreux chromocentres, à mesure que la taille des chromosomes décroît, le réseau perd de son importance, devient moins colorable et finit par disparaître totalement lors de la catachromase. Cette observation peut s'expliquer au moins en partie par ce fait que dans les chromosomes volumineux, les chromonémas sont certainement plus épais que dans

les petits chromosomes et, pour un degré égal de dés spiralisation, ils restent plus colorables et plus facilement mis en évidence par la réaction nucléaire. Cependant, cette explication ne rend pas compte de la complexité des phénomènes observés, qui dépendent du déroulement des processus catachromasiques, dont il sera question un peu plus loin.

Catachromase et structure du noyau interphasique

S'il existait une relation simple entre la taille des chromosomes et la structure du noyau quiescent pendant l'interphase, à des chromosomes de taille égale correspondraient automatiquement, pendant l'interphase, des structures nucléaires absolument analogues ; or, il n'en est pas ainsi, car les processus catachromasiques ne s'effectuent pas toujours de la même façon sur des chromosomes de même taille : certaines parties demeurent inchangées tandis que d'autres subissent une désintégration plus ou moins poussée.

Nous allons d'abord rappeler, par quelques exemples, l'existence de structures nucléaires variées dans des espèces possédant des chromosomes de même taille, puis nous discuterons les notions d'euchromatine et d'hétérochromatine, si en faveur actuellement, qui essaient d'expliquer les comportements différents des diverses parties des chromosomes. Enfin, un schéma représentant la façon dont nous pouvons concevoir l'état des chromonémas pendant l'intercinèse et la mitose, dans les différents types nucléaires, sera donné.

Structures nucléaires variées en rapport avec des chromosomes de même taille.—Les volumineux chromosomes d'*Allium* donnent naissance, pendant l'interphase, à un réseau dense portant des chromocentres en nombre variable suivant les espèces ; à ceux de *Pinus*, sensiblement de même taille, correspondent de nombreux chromocentres, tandis que les éléments filamenteux se décolorent fortement. De même, si l'on compare le Blé et l'Orge, qui possèdent tous deux des chromosomes longs et grêles, les noyaux intercinétiques du premier contiennent un réseau entièrement chromatique, tandis que ceux du second ont une calotte proximale bien colorable, les extrémités distales des chromonémas étant au contraire fortement décolorées. De même, chez *Solanum tuberosum*, on observe un fin réseau peu colorable et des chromocentres souvent granuleux et monovalents, tandis que, chez *Datura*, où les chromosomes sont presque de même taille, il y a formation constante de chromocentres collectifs où la structure chromonématique est généralement bien visible. Dans le cas de chromosomes de petite taille, correspondant à des noyaux de type aréiculé à euchromocentres, des figures différentes peuvent être mises en évidence suivant les espèces : le nombre des euchromocentres restant visibles dans le noyau en intercinèse peut être plus ou moins proche du nombre chromosomique et, dans certains cas, il y a formation régulière de chromocentres collectifs, correspondant

à 2 euchromocentres (*Mercurialis annua*, *Scandix balansae* par exemple) (1).

A ces quelques exemples, nous pourrions ajouter tous ceux qui ont trait à des variations dans le nombre des chromocentres à travers des espèces d'un même genre, ne se caractérisant pas par des tailles nettement différentes des chromosomes (*Allium*, *Helleborus*, *Vicia*, etc...).

L'euchromatine et l'hétérochromatine. — Des distinctions d'ordre génétique, physiologique et chimique ont été faites entre l'hétérochromatine et l'euchromatine (2), mais, évidemment, nous ne pouvons examiner ici que dans quelle mesure il est possible de distinguer morphologiquement ces deux états de la chromatine dans le noyau quiescent.

D'après la définition de HEITZ (1929-1932-1935), sont hétérochromatiques toutes les portions de chromosomes qui ne subissent pas de transformation à la télophase ; sont euchromatiques toutes celles qui sont le siège de phénomènes de catachromase : les chromonémas, par suite de la désintégration de la matrix, forment un réseau ou bien disparaissent totalement (noyaux aréticulés).

A cette définition de l'hétérochromatine correspondent strictement les chromocentres granuleux et compacts coexistant ou non avec un réseau. Cependant, HEITZ considère également comme hétérochromatiques les calottes proximales plus colorables (*Kappenchromocentren*) que l'on observe dans certains noyaux (*Hordeum*, *Collinsia*) et les chromocentres collectifs (*Sammelchromocentren*) (3).

La calotte proximale des noyaux d'*Hordeum vulgare* (de même que celles des autres espèces où nous avons signalé l'existence de pareilles formations) n'est pas, à notre avis, complètement homologable aux chromocentres compacts ; en effet, les chromonémas y sont visiblement déroulés, donnant une structure « réticulée ». Cependant, il n'y a pas homologie complète entre le réseau de Blé ou d'Oignon et la calotte proximale d'Orge : dans cette dernière, les filaments chromonématiques sont plus épais et il est certain que la catachromase n'y a pas atteint la même intensité. On peut admettre, du reste, que les phénomènes catachromasiques dans les noyaux en calotte sont de plus en plus intenses le long des chromosomes en partant de la région du centromère et en allant vers les extrémités ; il y a conservation partielle de la matrix dans la région proximale et sa désintégration totale,

(1) Rappelons le cas d'*Althaea rosea* et *A. sulphurea* qui possèdent des chromosomes courts (1,8 à 2,4 μ) et des noyaux aréticulés à euchromocentres, tandis que, dans les noyaux d'*A. officinalis*, un fin réseau est nettement visible, bien que les chromosomes aient sensiblement la même longueur (2 μ à 2 μ 5).

(2) Voir par exemple, HEITZ (1935), CASPERSSON et ses collaborateurs (1940-1941), BRACHET (1942-1944), DARLINGTON (1942), FERNANDES et SERRA (1944-1945), SERRA (1944), RESENDE (1945).

(3) HEITZ, à la suite d'observations faites sur *Drosophila virilis* (1934), distingue deux sortes d'hétérochromatine : la variété α très compacte et la variété β moins compacte. Cette distinction a été reprise par GEITLER (1938) et par FERNANDES (1939), après étude le premier de *Sauromatum guttatum*, le second de *Narcissus juncifolius*.

en même temps que décoloration des chromonémas dans la région distale. Les portions chromosomiques qui forment la calotte sont donc dans un état intermédiaire entre l'état hétérochromatique « intégral » et l'état euchromatique (1).

En ce qui concerne les chromocentres collectifs, plusieurs cas peuvent se poser. Nous avons vu que deux euchromocentres pouvaient s'unir pour n'en plus former qu'un seul (*Mercurialis annua*, *Scandix balansae*, *Phacelia congesta*), de même que deux chromocentres compacts dans des noyaux semi-réticulés (*Urtica dioica*) : dans ce cas, il est évident que le chromocentre composé ainsi formé est complètement hétérochromatique (2). Dans d'autres cas, très souvent, les chromocentres collectifs ne forment pas de granulations compactes, mais se présentent comme des plages plus chromatiques que le fond nucléaire et où les chromonémas sont visiblement déspiralisés, quoique relativement épais. En dehors de ces plages où le réseau est en quelque sorte épaissi, le fond nucléaire est rempli par un ensemble de chromonémas déroulés, un peu moins colorés que ceux des plages (noyaux réticulés à chromocentres composés réticulés, comme on en observe fréquemment chez les Composées), ou bien apparaît presque vide, parcouru seulement par quelques filaments peu colorables (noyaux semi-réticulés à chromocentres composés réticulés comme il en existe chez la Bryone et le Datura). Dans ces chromocentres collectifs, la chromatine est à un état intermédiaire entre l'état hétérochromatique et euchromatique de HEITZ.

On peut résumer de la façon suivante ce qui vient d'être dit : l'hétérochromatine et l'euchromatine, telles que les définit HEITZ peuvent se distinguer morphologiquement avec précision dans certains cas (hétérochromatine formant des chromocentres granuleux compacts) mais il existe toutes sortes d'intermédiaires entre ces deux états (calotte, chromocentres collectifs réticulés). Le terme chromocentre, au sens étroit du mot, désignera des portions intégralement hétérochromatiques ; pour l'employer dans un autre sens, il faudra lui ajouter les qualificatifs nécessaires afin de préciser l'apparence des formations observées (chromocentres « réticulés », chromonématiques ou « non compacts »).

Ces précisions données sur la distinction morphologique de l'hétérochromatine et de l'euchromatine, notons quelques caractères inté-

(1) Des opinions variées ont été émises relativement à la position relative de la matrix et des chromonéma. Bien que nous n'ayons pas étudié la question de près, certaines images que nous avons vues sont en faveur de l'existence d'une matrix formant gaine autour du chromonéma : ce qui expliquerait les figures observées chez *Psilotum* où on voit, à la télophase, se dégager du chromosome une épaisse spirale qui, se tronçant, donne naissance aux chromocentres. L'existence d'une telle gaine matricielle autour du chromonéma n'exclut pas, du reste, l'existence d'une matrix « de fond » du chromosome, autour ou dans laquelle s'enroulerait le chromonéma entouré de sa propre matrix.

(2) Nous pensons que cette liaison de deux chromocentres en un seul est réalisée grâce à un dépôt secondaire de substance matricielle à cet endroit ; c'est aussi cette substance qui empâte parfois les chromocentres collectifs « réticulés » de Bryone ou de Datura et leur donne un aspect compact.

ressants, fréquemment observés, se rapportant au comportement de l'hétérochromatine.

Tout d'abord, il faut constater que la région proximale des chromosomes est très fréquemment hétérochromatique, ou en tout cas plus hétérochromatique que la région distale (1). Dans les noyaux semi-réticulés et aréticulés, c'est à cette région que correspondent, au moins en grande partie, les chromocentres qu'ils soient simples ou collectifs, granuleux ou « réticulés » ; dans les noyaux euréticulés ou réticulés, les formations en calotte, les chromocentres « collectifs réticulés », correspondent aussi aux régions proximales des chromosomes mais même dans le cas où ces formations n'apparaissent pas clairement, il n'est pas rare d'observer, surtout dans les noyaux proches encore de la télophase, une coloration légèrement plus prononcée de la région proximale.

Le deuxième caractère important à signaler est la fréquente attraction que manifestent les uns pour les autres les fragments hétérochromatiques, ou les régions les plus hétérochromatiques des chromosomes. Ceci a été déjà constaté plusieurs fois et nous l'avons observé très fréquemment dans des espèces extrêmement diverses. Cependant, cette attirance ne se manifeste pas de la même façon dans tous les cas. Dans certains, la formation de chromocentres collectifs est la règle et il n'existe pas (ou très peu, et de façon irrégulière suivant les noyaux) de chromocentres simples (*Datura*, *Bryonia*, *Arum*, *Limnobiium*, etc...). Dans d'autres, au contraire, on observe seulement l'existence d'un ou de deux chromocentres collectifs, bi- ou trivalents, les autres restant isolés (*Thalictrum*, *Solanum*, *Panicum*, etc...). Enfin, il faut remarquer que les euchromocentres pourtant strictement hétérochromatiques ne s'unissent que très rarement ; nous n'avons observé de chromocentres collectifs, formés ainsi de façon régulière, que dans quelques espèces (*Phacelia congesta*, *Mercurialis annua*, *Scandix balansae*).

D'après l'ensemble de ces constatations, on peut penser que l'attraction qui se manifeste fréquemment entre deux (ou plus) portions de chromosomes n'ayant pas été transformés à la catachromase, ou l'ayant été relativement peu, n'est pas due uniquement à leur état hétérochromatique, puisqu'on ne l'observe que rarement dans les noyaux aréticulés à euchromocentres. L'attraction pourrait être due à des propriétés spéciales de ces parties chromosomiques, liées, quand elles existent, à l'état hétérochromatique.

État du chromonéma dans les principaux types nucléaires. —

La figure 8 représente la façon dont peut être conçu, à la suite des

(1) Ce qui ne veut pas dire que les parties distales des chromosomes ne peuvent pas être plus hétérochromatiques que les parties proximales ; par exemple, dans les noyaux à calotte, on peut observer, en même temps qu'une calotte proximale intermédiaire entre l'état hétérochromatique et l'état euchromatique, quelques chromocentres distaux granuleux qui sont franchement hétérochromatiques. La relative hétérochromaticité des régions proximales est une tendance très générale constatée dans de nombreuses espèces, indépendamment de l'existence de chromocentres plus ou moins distaux, dont la présence est beaucoup plus irrégulière.

observations qui ont été faites, l'état des chromonémas pendant l'intercinèse et la mitose.

Chez les noyaux euréticulés et réticulés la déspiralisation n'est pas totale et les chromonémas qui restent bien colorables, gardent encore, jusqu'à un certain point (1), la forme des spirales télophasiques (*relic-spiral*).

Dans les noyaux semi-réticulés, le déroulement des chromonémas s'accroît dans les extrémités des chromosomes, alors que dans les régions proximales la déspiralisation est moins marquée, trois degrés ont été distingués correspondant à trois états différents des transformations subies (2), et faisant la transition entre noyaux réticulés et noyaux aréticulés à euchromocentres. Dans les noyaux de cette catégorie, les extrémités des chromonémas subissent une déchromatini-sation plus ou moins grande.

Dans les noyaux à euchromocentres, la région proximale reste intégralement conservée, les chromonémas des extrémités des chromosomes sont, par contre, complètement déspiralisés et décolorés.

En ce qui concerne la représentation des divers stades de la mitose, nous avons figuré la division du chromonéma dès l'anaphase : ceci étant conforme aux observations que nous avons faites notamment chez *Allium cepa* et en accord avec TELEZYNSKY (1930), SMITH (1933), KUWADA (1932-1936), NEBEL (1933), KUWADA et NAKAMURA (1935), RESENDE (1941), DOULAT (1943). Par contre, certains auteurs pensent qu'il n'existe qu'un seul filament spiralé dans les chromosomes télophasiques : VERDOVSKY (1912), BELAR (1929), WADA (1933), DARLINGTON (1935), GEITLER (1936-1937-1942).

Dans les noyaux semi-réticulés nous avons, de même, parfois observé des images en faveur de l'existence de deux filaments à la télophase. Dans les noyaux euchromocentriques nous n'avons rien vu de tel, mais la taille réduite des chromosomes et leur rapide déchromatini-sation catachromasique rendent les observations sur ce sujet assez difficiles. En faveur d'une telle opinion se trouvent les observations de M^{me} DOUTRELIGNE (1933) qui a parfois décrit, au début de la prophase, l'existence de filaments doubles, divergeant aux extrémités, se formant de chaque côté des euchromocentres.

La division du chromonéma est, à notre avis, visible à partir de l'anaphase ou de la télophase mais les filaments chromonématiques peuvent rester très proches l'un de l'autre, ou accolés jusqu'à la prophase où a lieu la division effective des chromosomes. Cette division a été figurée par un trait séparant les deux chromatides au milieu de ce stade (3).

(1) Dans les noyaux à calotte, les chromonémas correspondant aux régions distales des chromosomes sont partiellement décolorés.

(2) Ces trois états coexistent souvent dans une même espèce, les chromosomes ne subissent pas tous des transformations analogues ; ils peuvent aussi se succéder dans le temps (déroulement tardif des chromocentres).

(3) D'après certains auteurs (NEBEL, 1932, NEBEL et RUTTLE, 1936, JEFFREY, 1936, MARSHACK, 1936, GREIGHTON, 1937, KOSTOFF, 1939), il y aurait quatre chromonémas par chromatide, à la métaphase.

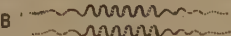
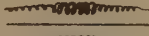
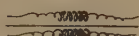
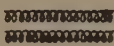
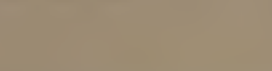
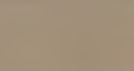
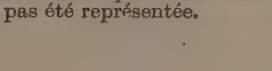
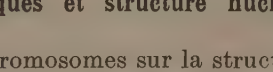
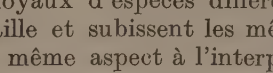
	NOYAUX RÉTICULÉS	NOYAUX SEMI-RÉTICULÉS	NOYAUX ARÉTICULÉS
PROPHASE		B 	
			
MÉTAPHASE			
			
ANAPHASE			
			
TÉLOPHASE			
		A  B  C 	

Fig. 8. — Schéma représentant la façon dont on peut concevoir l'état des filaments chromonématiques dans les différents types de noyaux. La substance matricielle n'a pas été représentée.

Nombres chromosomiques et structure nucléaire

L'influence du nombre des chromosomes sur la structure du noyau quiescent paraît minime ; des noyaux d'espèces différentes dont les chromosomes sont de même taille et subissent les mêmes processus catachromasiques présentent le même aspect à l'interphase, même si le nombre des chromosomes est différent ; une augmentation des euchromocentres peut être observée, proportionnelle à l'accroissement du nombre chromosomique. On peut cependant noter, comme nous

l'avons fait chez les espèces du *Crepis* et *Sorghum* que nous avons étudiées, un accroissement de la densité du réseau en relation avec une augmentation importante du nombre des chromosomes ; l'augmentation de la quantité des chromonémas déroulés, proportionnellement plus importante que l'accroissement du volume nucléaire, est sans doute à l'origine d'une telle variation.

Si la variation du nombre des chromosomes, les deux autres facteurs chromosomiques (taille et catachromase) étant constants, ne paraît pas à elle seule entraîner des variations importantes de la structure nucléaire, il a été constaté plusieurs fois — LANGLET chez *Ranunculus* (1932), SIMONET chez *Iris* (1932-1934) — que, dans une série polyploïde, l'augmentation du nombre des chromosomes s'accompagnait d'une diminution progressive de leur taille. Pour voir quelle répercussion ont sur la structure du noyau, à l'interphase, des variations de cet ordre, nous avons examiné deux espèces d'*Iris* : *Iris pallida* ($2n = 24$), à chromosomes longs (8-10 μ) et *I. montana* ($2n = 88$), à chromosomes courts (3-4 μ). Nous avons observé que dans la deuxième espèce, le réseau est moins colorable que dans la première ; en même temps les régions proximales subissent, chez *I. montana*, des transformations catachromasiques moins poussées que chez *I. pallida* ; il se forme des chromocentres collectifs, assez compacts, au lieu d'une calotte proximale franchement réticulée.

Le noyau dans les tissus différenciés

Dans les organes différenciés, les noyaux n'acquièrent pas de caractères différents de ceux de leur type, reconnaissable dans tous les tissus, mais des modifications de faible amplitude peuvent être constatées. Les plus banales consistent en une déchromatinisation (1) pouvant porter à la fois sur le réseau et sur les chromocentres, le nombre de ces derniers diminuant soit par dés spiralisation tardive, soit par déchromatinisation. Ces phénomènes peuvent être considérés, semble-t-il, comme une continuation des processus catachromasiques souvent incomplets dans les tissus méristématiques.

MALVESIN-FABRE (1945), dans une étude sur les Aracées a noté des différences dans la répartition de la chromatine dans les noyaux des différents tissus. Comme nous n'avons eu connaissance de ce travail que par une communication à l'Académie des Sciences, nous ne pouvons nous rendre exactement compte des observations qui ont été faites par cet auteur. Nous avons observé, chez de nombreuses espèces d'Aracées, l'existence de noyaux du type semi-réticulé, à chromocentres collectifs plus ou moins compacts, souvent polymorphes, même dans les tissus méristématiques. Il est possible, du reste, que ces noyaux se présentent sous certains « états » plutôt que sous d'autres, dans les cellules d'un même tissu, comme nous l'avons constaté chez

(1) Dans les processus de dédifférenciation, BUVAT (1944-45) note que les noyaux (réseau et chromocentres) se rechromatinisent.

Elodea (1). Nous n'avons pas trouvé, dans les descriptions données par MALVESIN-FABRE, de preuve d'un changement du « type caryologique ».

Une forme importante de l'activité nucléaire postmitotique se traduit par des phénomènes d'augmentation du volume nucléaire, voire de gigantisme, dus à une augmentation, soit du suc nucléaire seul, soit à la fois de l'enchylème et de la chromatine (GEITLER, 1938). Ce deuxième processus est le plus intéressant et nous allons en examiner les modalités.

Dans les noyaux à euchromocentres, ces processus conduisent à une augmentation du nombre des corpuscules chromatiques du noyau, dont les tailles peuvent devenir très diverses ainsi que cela a été fréquemment observé (YAMPOLSKY, 1937 ; GUILLIERMOND, 1938 ; HOCQUETTE, 1939 ; M^{lle} JOUVENEL-MARCILLAC, 1939).

Le gigantisme nucléaire avec augmentation de chromatine peut être réalisé par fusion nucléaire ou au cours de divisions anormales, comme c'est souvent le cas dans les cellules du tapis de l'anthère (signalé par GARRIGUES, 1945 ; FAVARGER, 1946), mais paraît plus fréquemment imputable à des phénomènes d'endomitose (2). En effet, dans les poils sécréteurs, les cellules procambiales, nous n'avons pas observé les processus dont il vient d'être question. Dans les parenchymes corticaux, des fusions nucléaires peuvent se produire (nous en avons vu un exemple chez le Concombre), mais elles paraissent extrêmement rares, et la plus grande partie des volumineux noyaux qui existent dans ces tissus ne sont pas le résultat d'un processus de fusion.

L'augmentation de la quantité de chromatine dans ces noyaux semble donc imputable à des phénomènes d'endomitose. Plusieurs auteurs ont du reste trouvé là une explication à des phénomènes similaires (GEITLER, 1938-1940 ; GRAFL, 1939 ; PAINTER, 1939). Ces processus aboutissent à une multiplication du nombre des chromonémas et des chromocentres. Dans les noyaux euréticulés, réticulés et semi-réticulés, le réseau conserve sa densité sans que les filaments qui le constituent augmentent d'épaisseur ; les deux chromonémas frères se séparent donc dès qu'ils ont pris naissance.

Dans les noyaux euchromocentriques, les chromosomes représentés en partie de façon tangible par les euchromocentres s'accroissent aussi par voie endomitotique, mais deux cas peuvent être considérés : 1^o il y a séparation des organites néoformés (d'où augmentation du nombre chromocentrique) ; 2^o les euchromocentres frères restent accolés (d'où augmentation de la taille des chromocentres). Il suffit de jeter un coup d'œil sur le bas de la planche X (3) et sur la figure 5, dans le texte, pour se convaincre que tous les chromocentres d'un même

(1) Voir p. 23-25.

(2) Dans les noyaux du tapis, il y a aussi des phénomènes d'endomitoses (FAVARGER, 1946).

(3) Voir, par exemple, les figures 95, pl. V et 201, pl. XI et les comparer aux noyaux méristématiques de la même plante, pl. V.

noyau de Concombre n'ont pas la même valeur ; il semble logique, dans ce cas, d'admettre que les plus gros, le plus souvent partagés longitudinalement par une ligne claire, sont polyvalents (au moins doubles).

Parmi ces formations, les plus volumineuses ressemblent plus à de véritables chromosomes qu'à des euchromocentres. Dans la figure 6 (dans le texte, p. 45), nous avons représenté un noyau de cellule de poil sécréteur de l'axe hypocotylé de Courge où les « chromocentres » (?) sont très allongés et groupés deux à deux ; une telle image ne correspond pas à une prophase, et ceci pour deux raisons : 1° on y observe encore des euchromocentres granuleux ; 2° même en fin de prophase, les chromosomes ne présentent pas cette disposition, dans les noyaux euchromocentriques, la duplication n'y est jamais aussi nette. L'interprétation d'une telle image est difficile : elle semblerait montrer que la réapparition des chromosomes, sous leur forme métaphasique, est possible en dehors de tout processus mitotique. Il est aussi difficile d'expliquer à quoi correspondent les masses de chromatine, semblables à d'énormes chromosomes, que nous avons parfois observées dans les noyaux des poils sécréteurs des étamines de Concombre (fig. 28, pl. II).

La présence de chromocentres de tailles variées dans les noyaux géants de Concombre, de Courge (GUILLIERMOND, HOCQUETTE) ou de Radis (M^{lle} JOUVENEL-MARCILLAC), semble montrer que les « euchromocentres » des noyaux méristématiques peuvent avoir des comportements différents quand la cellule se différencie. On peut même se demander s'ils se divisent tous de la même façon, par voie endomitotique ; on ne pourrait répondre à une telle question qu'en y provoquant une cinèse et en y comptant les chromosomes. Chez *Cucumis sativus*, dans les plus volumineux noyaux, on compte un peu plus d'une quarantaine de chromocentres ; comme certains d'entre eux sont certainement polyvalents, il semble donc que ces noyaux soient octoploïdes.

L'existence de chromocentres de grande taille montre, en outre, qu'au moins dans certains cas, dans les régions hétérochromatiques des chromosomes, se manifeste une attraction, empêchant la séparation des corpuscules chromatiques après leur néo-formation (phénomène peut-être comparable à celui qui préside à l'édification des chromocentres collectifs de Bryone ou de *Datura*). Dans la fig. 36, pl. II est représenté le noyau d'un poil sécréteur d'*Urtica pilulifera* ; les énormes chromocentres situés près du nucléole sont certainement polyvalents : les régions hétérochromatiques s'accroissant par endomitose sont restées unies. Dans ce même noyau, l'espace nucléaire est rempli d'un réseau dont la densité est la même que dans les noyaux méristématiques ; les filaments chromonématiques, euchromatiques, qui le constituent, se sont aussi multipliés mais se sont séparés ensuite.

La figure 90, planche V, qui représente un noyau aberrant du parenchyme cortical de Bryone (comparer avec la fig. 201, pl. XI), peut, semble-t-il, s'expliquer de la façon suivante ; dans ce noyau, les chromo-

némas multipliés par voie endomitotique sont, contrairement à ce que l'on observe d'habitude, restés accolés, et ont ainsi donné naissance aux longues et épaisses spirales que l'on y voit. Ces volumineux « chromocentres » seraient à la fois polyvalents et collectifs.

Ces différentes transformations que peut subir l'organisation nucléaire dans les tissus différenciés, catachromase tardive, dégénérescence nucléaire et multiplication endomitotique des chromosomes, montrent que l'expression « noyau quiescent » généralement employée pour désigner l'état du noyau qui ne se divise plus (1) est mal choisie, surtout dans le cas où l'activité caryologique se traduit par une multiplication interne des chromosomes.

Les phénomènes de catachromase tardive et le polymorphisme nucléaire montrent que la structure caryologique de l'espèce ne doit pas être conçue d'une façon trop étroite et tenir compte des possibilités de variations dans un certain cadre, ces variations pouvant être en rapport avec la physiologie cellulaire.

REMARQUES SUR LA CLASSIFICATION DES STRUCTURES NUCLÉAIRES

Plusieurs classifications ont été proposées par divers auteurs ayant étudié les structures nucléaires : EICHORN (1933-1934-1935-1938) ; SCHAEDE (1937) ; P. DANGEARD (1937-1941) ; M^{me} DOUTRELIGNE (1939) ; DOULAT (1943) (2). Toutes ces classifications comportent entre elles, et avec celle que nous proposons, des points communs.

De façon générale, notons l'importance accordée par tous les auteurs aux deux grandes catégories nucléaires : noyaux euchromocentriques et noyaux réticulés. Quant à l'existence des types intermédiaires, elle est généralement connue, mais les noyaux présentant une telle organisation ont été peu étudiés jusqu'à présent. Seul P. DANGEARD leur accorde une place importante.

La variété des structures nucléaires est si grande qu'il est impossible de faire une classification rigide : aussi nous avons simplement défini quelques types-repères, liés les uns aux autres par toute une série d'intermédiaires. Les caractères du réseau, son degré de chromaticité, sa densité, ont été choisis comme base de classification. Quatre grands types structuraux ont été ainsi établis : noyaux euréticulés, réticulés, semi-réticulés et aréticulés. Dans chacune de ces catégories, deux sous-types ont été distingués suivant l'absence ou la présence de chromocentres.

(1) « Noyau quiescent » est aussi utilisé comme synonyme de noyau interphasique.

(2) Nous avons déjà noté notre accord avec le schéma proposé par GEITLER (1942) relativement aux relations existant entre la structure des chromosomes et celle du noyau interphasique. La classification de HERTZ (1933), qui se rapporte aux chromocentres, a été discutée précédemment.

Parmi les noyaux aréticulés, les deux sous-types ainsi séparés sont essentiellement différents : 1° noyaux aréticulés à euchromocentres d'une part, où les chromocentres, en général proximaux (1), sont en nombre égal ou inférieur au nombre chromosomique ; 2° noyaux aréticulés à chromocentres en nombre supérieur au nombre chromosomique, occupant des positions variées sur les chromosomes.

Nous examinerons ces différentes catégories de la façon suivante : noyaux aréticulés et réticulés avec ou sans chromocentres ; noyaux aréticulés à nombreux chromocentres. Puis nous relaterons les observations qui concernent le nucléole et l'enclayème.

Noyaux euréticulés et réticulés avec ou sans chromocentres

Nous réunissons ici ces deux types parce que leur ensemble correspond à ce que tous les auteurs désignent simplement sous le nom de noyaux réticulés. Chez tous, si l'on fait abstraction de la présence des chromocentres, la désintégration catachromasique aboutit à la libération des chromonémas qui se déroulent, mais restent bien colorables. Ce sont ces chromonémas, dont l'analyse des structures nucléaires et des phénomènes catachromasiques nous a permis de déceler la permanence, que CLAUDE et POTTER ont tout récemment (1943) isolés dans les cellules animales, par centrifugation fractionnée.

Ce que nous appelons *réseau* n'est donc, en réalité, qu'un ensemble de filaments irréguliers et zigzagants et les termes noyaux « nématiques » ou « eunématiques » auraient pu être préférables à ceux de réticulés et euréticulés que nous avons conservés parce qu'ils sont consacrés par l'usage. Nous partageons donc, à ce sujet les idées émises notamment par VEJDOVSKY (1912), KUWADA (1927-1936), TELEZINSKY (1930-1931), DARLINGTON (1935), GEITLER (1932-1935).

L'existence réelle d'anastomoses entre les filaments ne nous paraît pas certaine. Ces formations ne sont pas toujours visibles ; elles sont plus marquées après l'emploi de fixations acides, comme le liquide de Navachine qu'après utilisation du Helly ou du Benda, ce dernier mélange étant, malgré sa grande acidité, un bon fixateur. Nous pensons donc plutôt, comme VEJDOVSKY, TELEZINSKY et GEITLER, que les anastomoses correspondent à des artéfacts (coalescence des filaments sous l'action des fixateurs ou précipitation du nucléoplasme) ; en tout cas, leur importance est secondaire, *les éléments structuraux essentiels étant les filaments chromonématiques des chromosomes*. Cette dernière opinion est aussi celle de DOULAT (1943), qui cependant croit à l'existence réelle des anastomoses.

Certains noyaux, riches en chromatine, ont un aspect assez granuleux (*Eranthis hiemalis* d'après ARCHAMBAULT (1936) ; *Cajophora* d'après HAMEL (1939) ; *Podocarpus* ; certaines Graminées) dû à la

(1) Il est certainement possible que deux chromocentres prennent naissance à partir d'un seul chromosome même s'il est de petite taille ; mais dans l'ensemble (sauf si le nombre de chromocentres se multiplie beaucoup) il apparaît que le plus souvent il n'y a qu'un seul chromocentre proximal.

présence de corpuscules chromatiques de très petite taille, qui ne sont pas des chromocentres, mais plutôt assimilables aux chromomères, liés entre eux par des filaments moins colorables.

La séparation entre noyaux réticulés (au sens large) à chromocentres et sans chromocentres a été faite surtout par EICHORN (1) ; M^{me} DOUTRELIGNE (1939), P. DANGEARD (1937), DOULAT (1943) et DE LITARDIÈRE (1943) y attachent dans l'ensemble beaucoup moins d'importance. A notre avis, la présence ou l'absence de chromocentres dans le noyau est certainement un caractère intéressant à considérer, surtout s'il y a un rapport entre les régions hétérochromatiques des chromosomes et l'activité des gènes ainsi que le pensent certains auteurs (HEITZ, GEITLER, DARLINGTON, RESENDE, par exemple).

Nous avons, dans notre classification, séparé en deux groupes les noyaux dits habituellement « réticulés », malgré l'uniformité des processus catachromasiques, parce que nous pensons que compte doit être tenu aussi, dans une certaine mesure, du degré de richesse en chromatine des noyaux, et de la quantité de chromonémas déroulés qu'ils contiennent ; ces caractères, ainsi que nous l'avons vu, sont liés à la taille des chromosomes, et parfois aussi, dans une certaine mesure, modifiés par leur nombre. Il n'y a évidemment pas de frontière nette entre ces deux catégories.

Nous avons rattaché les noyaux à calotte, décrits aussi par HEITZ (1932), M^{me} DOUTRELIGNE (1933), SCHAEDE (1937), DOULAT (1943), au type réticulé, dont ils constituent une variété. Par la taille de leurs chromosomes, certains d'entre eux (*Hordeum vulgare*, par ex.) sont voisins des noyaux du type euréticulé, mais ces derniers étant, par définition, toujours très chromatiques, on ne peut placer parmi eux des noyaux où les régions distales des chromosomes subissent une décoloration assez poussée.

Noyaux semi-réticulés

Les types nucléaires semi-réticulés constituent un groupe de transition entre noyaux réticulés d'une part et noyaux aréticulés à euchromocentres d'autre part. Ils groupent des noyaux dont les structures sont assez variées, ni typiquement réticulées, ni typiquement euchromocentriques, mais possédant un ensemble de caractères communs : degré de chromaticité moyen ou faible, chromonémas déroulés subissant une décoloration assez poussée à la catachromase, chromocentres souvent importants, de forme variable, mais correspondant de façon générale à la région proximale des chromosomes qui sont courts (2μ 5 à 4μ 5).

En intermédiaires directs entre noyaux réticulés et semi-réticulés, se placent les noyaux semi-réticulés à réseau fin, coloré en rose par réaction nucléaire, régulièrement réparti dans l'espace nucléaire, por-

(1) BUVAT considère aussi ces formations comme un caractère spécifique important (1945).

tant des chromocentres, généralement granuleux, qui correspondent aux régions proximales des chromosomes (type *Solanum*). Il y a grande analogie entre ces chromocentres et les euchromocentres des noyaux aréticulés, mais, pour respecter la définition de GRÉGOIRE, nous ne les avons jamais désignés ainsi. Ces chromocentres sont en nombre égal à celui des chromosomes en télophase, mais, ensuite, un certain nombre d'entre eux se dés spiralisent, ou se décolorent, et cessent d'être discernables. De cette organisation, on peut passer aux noyaux à euchromocentres par disparition totale du réseau.

Au type semi-réticulé se rattachent aussi les noyaux à chromocentres collectifs (type *Bryonia* et *Datura*). Chez ces derniers, les régions proximales des chromosomes subissent une désintégration ménagée ; les chromonémas se dés spiralisent mais restent assez épais et bien colorables, puis s'agglomèrent par la suite pour former des amas (chromocentres collectifs réticulés) ; les parties distales des chromosomes subissent une désintégration beaucoup plus poussée, pouvant être complètement décolorées, ou ne subsistant pendant l'interphase que sous forme de fins filaments faiblement Feulgen-positifs qui prolongent les amas chromatiques et peuvent s'anastomoser.

Tous les termes de passage existent entre ces noyaux semi-réticulés à chromocentres collectifs et ceux où les chromocentres sont granuleux : les chromocentres collectifs peuvent être plus ou moins nombreux et la structure chromonématique masquée par des dépôts secondaires de substance nucléaire positive. L'agglomération de portions de chromosomes n'ayant subi aucune catachromase a été aussi constatée (*Urtica pilulifera*).

Les noyaux à chromocentres collectifs réticulés ont été étudiés par P. DANGEARD (1937, 1941, 1942), qui les assimile à des portions de réseau (noyaux à réseau chromocentriques). Cette conception est très voisine de la nôtre, bien que, comme nous l'avons déjà dit, nous ne pensions pas qu'il y ait homologie complète entre le réseau d'*Allium* ou de Blé par exemple et ces chromocentres (voir p. 198). Nous rapprochons plus volontiers les chromocentres collectifs réticulés des calottes proximales qui existent dans certains noyaux réticulés, et nous pensons que le degré de désintégration des chromosomes doit être le même dans ces deux formations ; des termes de passage entre ces deux organisations, où l'on assiste progressivement à la séparation de la calotte proximale en plusieurs parties, ont été du reste observés (chez les Composées notamment).

Noyaux aréticulés à euchromocentres

Ce sont des noyaux toujours faiblement chromatiques, où les chromosomes, de petite taille (plus petits que 3μ), ne sont plus représentés pendant l'intercinèse que par des chromocentres correspondant à la région proximale des chromosomes (euchromocentres). Les chromocentres, à la télophase, sont en nombre égal à celui des chromosomes, mais très fréquemment un certain nombre d'entre eux se

déchromatinisent et cessent d'être discernables pendant l'interphase. Les filaments prophasiques sont toujours plus longs que les chromosomes définitifs, mais peuvent être plus ou moins allongés suivant les espèces. Dans certains cas, les filaments prophasiques sont spécialement allongés (noyaux euchromocentriques à dolichonéma que nous avons observé notamment chez les Malvacées), et on peut considérer ces noyaux, ainsi que le fait M^{me} DOUTRELIGNE (1939), comme intermédiaires entre les autres noyaux à euchromocentres et les noyaux où un léger réseau est observable.

Les noyaux de ce type ont été l'objet de nombreuses études (EICHORN, GRÉGOIRE, HEITZ, M^{me} DOUTRELIGNE, P. DANGEARD, GUILLIERMOND, HAMEL, BENOIST, DE LITARDIÈRE, DOULAT, M^{lle} JOUVENEL-MARCILLAC, etc...) ; les observations sont les mêmes dans les grandes lignes, mais diffèrent par des détails. Cependant diverses catégories y ont été décrites par certains auteurs.

Tout d'abord EICHORN (1935-1937-1938), GAZET DU CHATELIER (1936), HAMEL (1938) séparent noyaux à euchromocentres et noyaux à prochromosomes. Cette distinction basée uniquement sur des processus prophasiques (1), peu faciles à observer sur des chromosomes qui sont de petite taille, nous a paru difficile à admettre. Nous préférons, avec la plupart des auteurs, GRÉGOIRE, M^{me} DOUTRELIGNE, P. DANGEARD, DE LITARDIÈRE, DOULAT, utiliser le terme « euchromocentre », comme synonyme de prochromosome, pour désigner les parties proximales de chromosomes conservées pendant l'interphase dans les noyaux aréticulés.

P. DANGEARD (1937-1941), dans sa classification, distingue des noyaux « presque homogènes sans chromocentres » (*Cyclanthera*, *Oxalis*, *Elodea*), « presque homogènes avec quelques chromocentres » (*Phoenix*, *Phaseolus*, *Tropaeolum*), « se rattachant plus ou moins au type euchromocentrique » (*Lupinus*, *Cucumis*, *Cucurbita*). D'après les noms des espèces citées dans les deux dernières catégories, et qui ont été aussi étudiées par d'autres auteurs, il apparaît que les noyaux ainsi décrits se rattachent au type euchromocentrique (sauf *Phoenix*) (2) et qu'il n'y a pas lieu de les en séparer. Dans la première catégorie, P. DANGEARD range d'une part *Oxalis*, dont les noyaux, d'après DOULAT (1943), sont aréticulés et contiennent de petits euchromocentres, d'autre part *Elodea* et *Cyclanthera* dont la structure nucléaire, d'après nos observations, se rattache au type semi-réticulé.

Nous n'avons pas retenu la distinction proposée par DE LITARDIÈRE, puis par DOULAT, entre noyaux à euchromocentres homomorphes et

(1) Le prochromosome « acquiert peu à peu les dimensions du chromosome définitif en demeurant toujours parfaitement chromatique » tandis que de chaque côté de l'euchromocentre s'adjoignent pendant la prophase deux bandes d'abord non colorées qui se rechromatinisent peu à peu.

(2) Chez *Phoenix dactylifera*, il existerait un léger réseau (DOULAT, 1944). Il en est peut-être de même du reste chez *Tropaeolum*, dont la structure nucléaire a fait l'objet d'une discussion entre P. DANGEARD et DOULAT (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1945 ; *Le Botaniste*, 1947).

hétéromorphes, parce que dans un même noyau ces deux catégories coexistent en général ; cependant nous pensons que ce caractère peut être intéressant à considérer dans des études caryologiques détaillées, dans le cadre du genre par exemple, comme DE LITARDIÈRE l'a fait chez *Echium*.

Récemment P. DANGEARD (1946) proposa de distinguer par deux termes les noyaux où les euchromocentres restent en nombre égal au nombre chromosomique pendant l'interphase (noyaux isochromocentriques) de ceux où un certain nombre de ces formations disparaît pendant l'interphase (noyaux oligochromocentriques) ; nous n'avons pas utilisé cette terminologie parce qu'il nous a semblé difficile de distinguer les noyaux vraiment isochromocentriques de ceux où le nombre des euchromocentres diminue faiblement pendant l'interphase.

Entre noyaux aréiculés à euchromocentres et noyaux semi-réiculés existent des intermédiaires chez lesquels le fond nucléaire apparaît, après utilisation des mêmes méthodes de fixation et de coloration, moins homogène que dans les noyaux aréiculés à euchromocentres typiques, mais dans lesquels des éléments filamenteux, faiblement Feulgen-positifs, ne sont pas très nettement discernables dans tous les noyaux (*Muelhenbergia mexicana*, *Cicer arietinum*, *Astrantia major*, *Senecio elegans*, etc...). Des observations analogues ont été faites par d'autres auteurs : HAMEL chez *Loasa* et *Blumenbachia* (1939), M^{lle} CHEVALIER chez *Acacia* (1945). De même, les noyaux de certaines espèces de Papavéracées (M^{lle} JOUVENEL-MARCILLAC, 1942) et de *Dianthus* (FAVARGER, 1946), et probablement aussi *Musa ensete* (EICH-HORN, 1935), paraissent, d'après les descriptions données se placer en intermédiaires entre noyaux aréiculés euchromocentriques et semi-réiculés à chromocentres proximaux.

La possibilité de l'existence d'un réseau dans les noyaux à euchromocentres a été envisagée notamment par P. DANGEARD (1937, 1941, 1942). Nous dirons simplement, qu'avec la plupart des auteurs, nous pensons qu'il n'existe aucune différence fondamentale entre noyaux réiculés typiques et noyaux aréiculés à euchromocentres puisque l'on trouve entre ces deux organisations tous les intermédiaires, et que, chez tous, les chromosomes ont la même structure (DOULAT, 1943). Dans les noyaux euchromocentriques, les filaments chromonématiques déroulés ne sont pas visibles pendant l'intercinèse, soit parce qu'ils n'existent plus, soit que, toujours présents, ils ne sont plus mis en évidence par aucune méthode de coloration. En tout cas, ils échappent à l'observation, et de ce fait, les noyaux euchromocentriques sont bien des noyaux aréiculés. D'autre part, l'examen des processus prophasiques n'est pas, au moins dans la plupart des cas, favorable à l'hypothèse de l'existence d'un réseau dans les noyaux euchromocentriques : les filaments chromosomiques y apparaissent relativement courts et isolés dans l'espace nucléaire, et, comme DOULAT (1943), nous ne pensons pas que leur longueur soit assez grande pour permettre la formation d'un réseau. L'observation du début de la prophase montre que dans cette catégorie nucléaire, la quantité totale des chromonémas

déspiralisés, proportionnellement au volume nucléaire, est beaucoup moindre que dans les autres types caryologiques.

Noyaux aréiculés à nombreux chromocentres

Nous avons défini ce type nucléaire à la suite d'une étude faite sur *Pinus maritima* et *Psilotum triquetrum*. Des espèces présentant la même organisation caryologique ont été trouvées surtout chez les Gymnospermes, beaucoup plus rarement chez les Angiospermes.

Un certain nombre d'espèces de Gymnospermes ont été étudiées caryologiquement par divers auteurs (EICHORN (1931, 1932, 1933, 1934), P. DANGEARD (1937), SCHAEDE (1937), M^{me} DOUTRELIGNE (1939), DOULAT (1943) et des interprétations variées des structures observées ont été données. Ces noyaux sont en général rattachés au type réticulé (au sens large du mot) et des chromocentres y sont décrits. Pour EICHORN, ces chromocentres sont importants (noyaux réticulés à chromocentres), tandis que M^{me} DOUTRELIGNE, DE LITARDIÈRE et DOULAT pensent que la présence de ces formations ne constitue pas un caractère suffisant pour créer un type nucléaire distinct de l'organisation réticulée observée chez *Allium* ou chez *Hyacinthus*. Si nous sommes en accord avec DOULAT pour dire que les chromocentres de *Pinus* correspondent à une « déspiralisation moins prononcée du chromonéma dans certaines parties du chromosome », nous pensons néanmoins que ces formations sont importantes. D'autre part, nous avons noté une forte décoloration des chromonémas déroulés correspondant aux régions interchromocentriques, si bien que les éléments filamenteux (réseau) du noyau peuvent disparaître. Cependant, les chromocentres sont parfois prolongés par de courts filaments peu colorables, mais ces éléments chromonématiques déroulés sont bien loin d'avoir l'importance et la forte chromatocité qu'ils possèdent dans les noyaux d'*Allium* par exemple.

Chez *Psilotum*, inclus dans cette étude malgré sa position systématique, à cause des figures caryologiques particulièrement nettes que l'on peut y observer, l'espace nucléaire est rempli de chromocentres ovoïdes, souvent alignés; aucun filament chromonématique complètement déroulé, libéré de la substance matricielle, n'étant décelable pendant l'interphase.

Le nucléole et l'enchylème

Les observations que nous avons faites sur le nucléole n'apportent pas de connaissances nouvelles. Nous avons noté, comme de très nombreux auteurs, que le nombre des nucléoles est le même au début de la télophase dans des noyaux frères. Des fusions nucléolaires ont lieu très précocement et, dans les noyaux aréiculés à euchromocentres, ou semi-réiculés, il n'y a, presque toujours, qu'un seul nucléole tandis que, dans les noyaux réticulés et euréticulés, on en observe généralement plusieurs; on peut penser que, dans ce dernier cas, la résistance

des filaments du réseau est suffisamment grande pour empêcher une fusion complète de ces organites. Chez *Pinus* et *Psilotum*, les nucléoles sont aussi relativement nombreux.

Des adhérences entre chromatine (1) et nucléole ont été aussi constatées, surtout chez les noyaux à euchromocentres et chez les noyaux semi-réticulés. Nos observations sont en accord avec celles de GAVAUDAN (1937), M^{me} HUREL-PY (1936), GAVAUDAN et PELLETIER (1935), EICHORN (1938), P. DANGEARD (1937, 1941, 1946), GEITLER (1938), etc.

Les volumineux chromocentres d'*Urtica pilulifera* sont situés au voisinage du nucléole et il en est de même dans les noyaux géants de *Cucumis sativus*. Dans ces derniers cas il est difficile de dire si les chromocentres sont fixés sur le nucléole ou s'ils sont simplement placés à côté ou au-dessus de lui. Les images obtenues dans les noyaux de Courge, sous l'action d'une solution acétique, tendraient à prouver que certains chromocentres adhèrent réellement au nucléole (voir fig. 17, pl. I), ainsi du reste que l'a déjà décrit P. DANGEARD (1941, 1942). Rappelons que CASPERSSON et BRACHET, se basant sur des observations faites sur les noyaux géants de *Drosophiles*, admettent des relations d'ordre chimique entre les nucléoles et l'hétérochromatine (3).

Des variations du volume nucléolaire ont été aussi constatées maintes fois (M^{me} DOUTRELIGNE, 1939, DOULAT, 1943, FAVARGER, 1946). Les observations que nous avons faites montrent qu'elles peuvent être généralisées : le nucléole est toujours proportionnellement plus petit dans les noyaux du périlème que dans ceux du plérome ; son volume diminue notablement dans les tissus différenciés et, plus encore, dans les noyaux en voie de dégénérescence (coiffe, cellules voisines du sac embryonnaire, cellules de l'assise mécanique).

Dans les noyaux géants, les nucléoles, souvent de grande taille, (trichoblastes de *Limnobium*, noyaux secondaires du sac embryonnaire, noyaux de gamète mâle de *Allium*), sont fréquemment creusés de grandes cavernes. La présence de petites vacuoles centrales est très fréquente dans les nucléoles des tissus parenchymateux ainsi que l'existence de corpuscules très réfringents (Saule, Hellébore, Ranales arborescentes) ou colorables intensément par le violet de Gentiane. Des variations importantes, dans une même espèce, relativement à la coloration du vert lumière et au violet de Gentiane indiquant probablement un chimisme variable de ces corpuscules, ont été fréquemment observées (3).

En ce qui concerne l'enchylème nos observations confirment un certain nombre de faits. Ainsi que M^{me} HUREL-PY (1936), GUILLIERMOND et GAUTHERET (1937), GUILLIERMOND (1938), M^{lle} JOUVENEL-MARCILLAC (1939), DOULAT (1943), nous avons noté sa coloration en rose par réaction nucléale dans les noyaux aréticulés à euchromocentres et aussi parfois dans les noyaux semi-réticulés. Cette réaction devient

(1) Il peut s'agir de satellites ou d'autres chromocentres.

(2) Voir aussi FERNANDES et SERRA (1944).

(3) Voir SERRA QUIEROZ et LOPES (1945).

souvent plus intense dans les cellules différenciées ou même en voie de dégénérescence (coiffe). Dans les noyaux réticulés et euréticulés le suc nucléaire paraît incolore.

LES CAUSES PROFONDES DÉTERMINANT LES STRUCTURES NUCLÉAIRES

L'étude de la répartition des divers types nucléaires dans l'ensemble des grands groupes systématiques permet-elle de préciser l'évolution de la structure nucléaire chez les Angiospermes ? Remarquons tout d'abord que chez les Végétaux vasculaires considérés comme primitifs, Filicinées, Lycopodiales, Equisétales, des structures nucléaires variées existent : chez les Fougères les noyaux réticulés et noyaux aréticulés à euchromocentres ont été décrits (DE LITARDIÈRE, 1921) ; chez les Lycopodiales il existe des différences considérables entre les volumineux noyaux aréticulés contenant un très grand nombre de chromocentres de *Psilotum* et les minuscules noyaux aréticulés de Sélaginelles (C. DELAY, 1940). Tout ceci montre bien que chez les

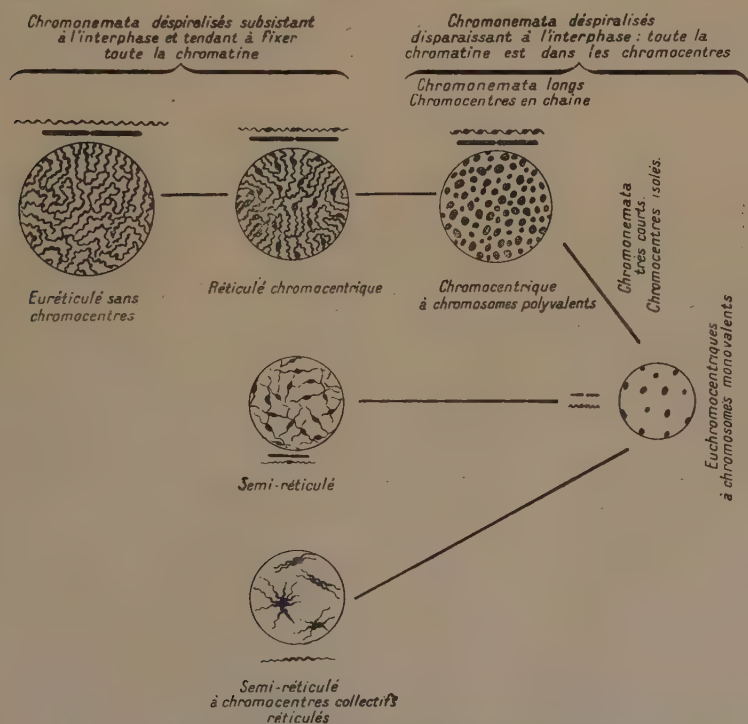


FIG. 9. — Schéma indiquant des lignes idéales d'enchaînement entre les différents types nucléaires.

Végétaux vasculaires les différents types nucléaires ont dû être réalisés depuis très longtemps et qu'aucun d'eux n'est incompatible avec une longue existence du phylum qui les possède.

Le schéma 9 représente les divers types nucléaires et indique, sans en préciser le sens, des lignes idéales d'enchaînement. Ces structures nucléaires ont-elles une signification, non seulement systématique (ce qui semble incontestable) mais encore phylogénétique ? Tel type structural est-il plus primitif et tel autre plus évolué ? Peut-on déterminer un sens d'évolution des structures nucléaires ? Ou bien, ces structures sont-elles sans valeur phylogénétiques et correspondant seulement à des constitutions physico-chimiques différentes ? Telles sont ces questions que nous allons envisager maintenant.

L'HYPOTHÈSE PHYLOGÉNÉTIQUE

Cette hypothèse pose que la structure nucléaire est un caractère évolutif, certains types étant plus primitifs que d'autres, et que son évolution est comparable à celle que l'on observe en morphologie dans certains phylums, par exemple, lors de la réduction de l'androcée chez les Scitaminées. Nous réunirons tout d'abord les faits favorables à l'admission d'une telle idée, puis nous examinerons ceux qui y sont défavorables ; enfin, les mécanismes possibles d'une telle évolution seront discutés.

Faits en faveur d'une évolution phylogénétique des types nucléaires

Les statistiques que nous avons faites dans les grands groupes des Phanérogames indiquent que la répartition des différents types nucléaires varie d'une manière définie : il y a enrichissement en chromatine quand on passe des Dialypétales aux Gamopétales, d'une part, des Dicotylédones aux Monocotylédones d'autre part. Certes, les Gymnospermes, groupe plus primitif que les Angiospermes, possèdent aussi des noyaux très riches en chromatine, mais on peut considérer les espèces actuelles comme correspondant à des fins de phylum dont l'origine ne nous est pas connue.

Dans des groupes restreints, cette tendance à l'enrichissement en chromatine avec l'évolution peut aussi se manifester ; nous l'avons observée chez les Légumineuses où les Viciées, tribu évoluée, ont des noyaux réticulés tandis que les espèces arborescentes primitives (Mimosoïdées, Césalpinoïdées) ont des noyaux plus pauvres en chromatine (aréticulés à euchromocentres, ou semi-réticulés). Il en est de même chez les Graminées, où les Festucoïdées, qui constituent la sous-famille la plus évoluée, possèdent des noyaux très chromatiques (euréticulés et réticulés), tandis que les Bambusoïdées (considérées comme primitives) ont des chromosomes courts et des noyaux se rattachant plutôt au type semi-réticulé à chromocentres.

Dans le même ordre d'idée, rappelons que l'on trouve le plus souvent des petits chromosomes, avec noyaux quiescents aréticulés à euchromocentres ou semi-réticulés, chez les Dicotylédones arborescentes, considérées habituellement comme primitives (SINNOT et BAILEY, 1914), tandis que c'est chez les plantes herbacées, plus évoluées, que nous avons rencontré les noyaux les plus riches en chromatine, euréticulés et réticulés.

Les constatations que nous venons de faire semblent exprimer une tendance à l'allongement des chromosomes au cours de l'évolution. Rappelons, du reste, que les Végétaux inférieurs (Thallophytes) ont des petits chromosomes. On a parfois émis l'idée que chromosomes courts et chromosomes longs n'étaient pas comparables (REUTER, 1930). Il est évident qu'à première vue un chromosome long peut paraître plus complexe, plus susceptible de différenciation longitudinale qu'un chromosome court. Nous avons du reste observé que chez les chromosomes courts, la région proximale (tenant une place relativement importante) était fréquemment hétérochromatique, donc, d'après les conceptions actuelles, relativement pauvre en gènes. Ne pourrait-on imaginer qu'il existe des chromosomes plus ou moins diversifiés génétiquement, et que plus un chromosome est long, plus il est riche en gènes, surtout s'il ne contient pas de chromocentres ? L'importance de ces dernières formations dans les noyaux de Gymnospermes et de *Psilotum* sont peut-être en rapport avec la fixité de ces plantes et leur impuissance évolutive.

Nous venons de rassembler quelques faits en faveur d'une évolution se faisant par enrichissement en chromatine, et passage de noyaux euchromocentriques ou semi-réticulés à des noyaux réticulés et euréticulés. Il nous faut noter maintenant des observations indiquant la possibilité d'une évolution s'effectuant en sens contraire. En effet, FAVARGER (1946), chez les Silénoïdées, a remarqué que la réduction de la taille des chromosomes et le passage des noyaux de type euréticulé au type semi-réticulé s'effectuait en même temps que l'évolution morphologique des espèces. De même nous avons observé que, chez *Iris montana* à petits chromosomes, le réseau nucléaire est moins colorable et les chromocentres plus marqués que chez *Iris pallida* à grands chromosomes. Or, on sait que, d'après SIMONET (1932-1934), l'évolution dans le genre *Iris* s'est faite par augmentation du nombre des chromosomes et diminution de leur taille, se traduisant, dans le noyau quiescent par le passage du type réticulé au type semi-réticulé.

Faits défavorables à une évolution phylogénétique des types nucléaires

Les faits défavorables à l'idée d'une signification phylogénétique des structures nucléaires sont de plusieurs ordres :

1° La possibilité de variation dans deux sens différents, dont nous venons de citer des exemples, paraît en désaccord avec l'idée d'une évolution générale se faisant par accroissement en chromatine. Cepen-

dant, ce passage du type réticulé aux types semi-réticulé et même presque aréticulé (*Silénoidées*) est lié à une augmentation du nombre des chromosomes, en même temps que leur taille diminue (*Iris*). Or, les processus de différenciation d'espèces par lignées polyploïdes ou aneuploïdes ne semblent pas considérés actuellement comme les plus importants au point de vue évolutif (BABCOCK, STEBBINS et JENKINS, 1937, HUSKINS, 1941-1942). Il pourrait donc y avoir là des processus secondaires d'évolution se déroulant en sens contraire de ceux observés habituellement.

2° L'existence de structures nucléaires très différentes dans une même famille, voire dans un même genre et chez des espèces très voisines systématiquement considérées comme à un même stade d'évolution morphologique, est défavorable à l'idée d'une signification phylogénétique des structures nucléaires ; ce sont des faits de cet ordre que nous avons observés chez les Aracées et chez les Renonculacées où l'évolution morphologique semble avoir pu se faire parallèlement dans des espèces à chromosomes longs et à chromosomes courts. Rappelons aussi que les Lemnacées (liées aux Aracées), qui sont très évoluées et très spécialisées, ont des chromosomes extrêmement petits et des noyaux très pauvres en chromatine.

3° Le cas des *Casuarina* est aussi intéressant à noter ici ; on sait que ces plantes sont considérées souvent comme le stade angiospermique des Articulées. Or, au point de vue nucléaire (noyau aréticulé euchromocentrique), elles sont très différentes d'*Equisetum* (noyau réticulé à chromocentres, d'après EICHHORN). Cet exemple de différences importantes dans la structure de plantes qui semblent liées phylogénétiquement n'est peut-être pas très probant, car on rattache les Casuarinées aux *Calamites* (dont le noyau ne nous est pas connu) plutôt qu'aux Prêles.

Il est difficile de nous prononcer sur la valeur de ces arguments défavorables à l'hypothèse que nous sommes en train d'envisager et de les comparer, de ce point de vue, aux multiples statistiques que nous invoquions plus haut. Cependant la taille des chromosomes semble un caractère spécifique important et a certainement joué un rôle primordial dans la différenciation des espèces. (DELAUNAY, 1927 ; BABCOCK, 1942-1944.)

Mécanismes pouvant être envisagés pour expliquer l'enrichissement en chromatine des noyaux

La tendance à l'accroissement en nombre de chromosomes au cours de l'évolution d'un même phylum a été souvent observée (*Iris*, *Ranunculus*, *Euphorbia*, par ex.). Mais, cependant, le nombre de ces formations ne croît pas indéfiniment, et excède rarement la centaine. Ne serait-il pas possible d'envisager au cours de l'évolution des abaissements du nombre chromosomique par constitution de chromosomes complexes à partir de chromosomes simples ? Les phénomènes de cet ordre semblent extrêmement rares, mais non complètement inexistants.

SMITH (1937) décrit chez *Dioscorea Fargesii* l'existence d'un ou de plusieurs chromosomes allongés, placés au milieu des petits chromosomes (fig. 10) et chez les Flagellés, A. HOLLANDE (1942) a récemment décrit, dans les Euglènes, des chromosomes allongés, formés d'une suite de petites granulations dont chacune semble être tout à fait comparable aux chromosomes primitifs, ponctiformes, des genres voisins (*Tetramitus*).

On peut évidemment concevoir que les processus de soudure n'intéressent pas d'emblée l'ensemble d'un stock chromosomique, mais s'établissent graduellement ; les chromocentres proximaux qui existent habituellement dans les petits chromosomes tendraient alors à se déspiraliser, tandis que la totalité des chromonémas deviendrait plus chromatique (1).

L'HYPOTHÈSE PHYSICO-CHIMIQUE

Contrairement à l'hypothèse émise précédemment, on peut penser que les structures nucléaires n'ont aucune signification phylogénétique

et qu'elles expriment seulement des constitutions physico-chimiques différentes, impliquant des modes d'attaques variés et des degrés divers de désintégration des édifices chromosomiques. Ce serait là une forme rajeunie, modernisée de la vieille théorie de DELLA VALLE (1912-1913) et de tous les auteurs qui admettaient que les structures observées dans le noyau quiescent étaient dénuées de signification. A cette conception peut être rattachée l'hypothèse émise par BABCOCK et ses collaborateurs à la suite de leur étude sur les *Crepis* (1937-1942) ; ces auteurs insistent sur l'importance des variations de taille des chromosomes dans les processus d'évolution et de différenciation des espèces, mais notent que ces variations sont peut-être déterminées par des mutations géniques, et l'on peut penser que celles-ci agissent en provoquant des modifications physico-chimiques dans le milieu cellulaire. En faveur de telles hypothèses se trouvent tous les faits relatés plus haut qui tendent à démentir l'hypothèse phylogénétique.

Si l'on admet une telle hypothèse on peut expliquer les différences de comportement constatées pendant l'intercinèse par l'existence de

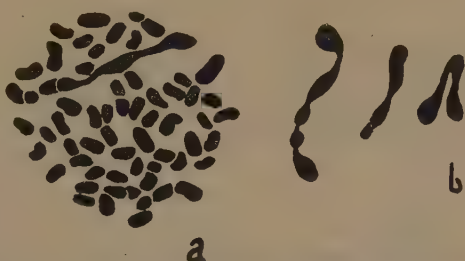


FIG. 10. — Plaque équatoriale et chromosomes « polyvalents » de *Dioscorea Fargesii* (d'après Smith 1937).

(1) Dans un article récent (1947), en conclusion à une étude phylogénétique des Isopodes terrestres, VANDEL émet l'idée que dans ce groupe l'évolution s'est faite d'abord, lors d'une première phase évolutive, par condensation et fusion d'éléments chromosomiques (la valeur de n passant de 27 à 30 à 16 ou à 8), puis que dans une seconde phase il y aurait eu « retour secondaire à une condition qui rappelle la condition primitive », par fragmentation des chromosomes $n = 28$.

cycles différents de l'acide thymonucléique. On observe souvent dans une même famille, ou dans un même genre, des espèces possédant des chromosomes longs, donnant naissance à des noyaux réticulés, tandis que d'autres ont des chromosomes très courts et des noyaux aréticulés euchromocentriques ; or, il est difficile, dans ce cas, de penser qu'il existe de très grandes différences de richesse génique entre les espèces considérées : il semble logique d'admettre que les courtes régions chromosomiques subissant une désintégration catachromasique complète peuvent avoir une activité génique comparable à celle des longs chromonémas demeurés chromatiques (noyaux réticulés).

Du reste, l'admission de l'hypothèse physico-chimique n'enlève rien à l'intérêt systématique des structures du noyau quiescent. Le chimisme qu'elle exprime peut être, dans certains cas, une caractéristique du phylum parmi d'autres, comparable, par exemple à la présence de certains glucides chez les *Panicoidées* et d'autres glucides chez les *Festucoïdées*.

CONCLUSION

Entre les deux hypothèses que nous venons d'exposer, il semble impossible de prendre parti. Elles ont du moins le mérite d'esquisser les deux seules explications possibles de la variabilité des structures nucléaires, et de suggérer de nouvelles recherches (tant par simples observations que par expérimentation), pour tenter d'obtenir une décision.

CONCLUSIONS

1° Des observations vitales et fixations contrôlées ont été faites sur les noyaux de *Sagittaria* sp., *Elodea canadensis* et *Cucurbita Pepo*, pour permettre de conduire avec sécurité une vaste enquête sur la structure du noyau quiescent.

2° Les variations apparaissant *in vivo* dans les structures nucléaires, par voie expérimentale (homogénéisation de noyaux réticulés sous l'action de solutions hypertoniques, floculation temporaire des noyaux apparemment homogènes), quand elles sont réversibles, ne modifient pas de façon importante la répartition de la chromatine.

3° L'étude des variations des structures nucléaires suivant les tissus d'une même plante a été faite. Des modifications de faible amplitude ont été constatées (prolongation des phénomènes catachromasiques, dégénérescence nucléaire, polyploidie par voie endomitotique), n'entraînant pas de changement du type nucléaire.

4° La structure nucléaire est une constante spécifique.

5° Des types de structures nucléaires ont été déterminés (noyaux euréticulés, semi-réticulés, aréticulés) devant être considérés comme des points de repère entre lesquels peuvent exister tous les intermédiaires. Il est possible d'exprimer les structures nucléaires par un diagramme bidimensionnel en portant en abscisse la densité du réseau et en ordonnée le nombre des chromocentres. La répartition des divers

types nucléaires au sein d'un groupe systématique peut être ainsi schématisée de façon pratique.

6° L'enquête a porté sur 590 espèces appartenant à 85 familles. Des diagrammes ont été donnés pour 25 familles (Graminées, Aracées, Liliacées, Renonculacées, Rosacées, Légumineuses, Ombellifères, Labiées, Scrophulariacées, Composées, etc...). Chacun de ces diagrammes offre des caractéristiques spéciales.

7° Les résultats généraux des observations qui ont été faites sont :

a) Il existe une relation entre la structure du noyau intercinétique et la longueur des chromosomes. Leur nombre, par contre, n'a qu'un rôle réduit dans le déterminisme de l'organisation nucléaire intercinétique ;

b) la structure du noyau est aussi déterminée par les phénomènes de catachromase ;

c) la répartition des divers types nucléaires n'est pas la même dans les grands groupes de Phanérogames. On note un enrichissement général en chromatine en passant des Dialypétales aux Gamopétales et des Dicotylédones aux Monocotylédones. Les arbres dicotylés ont toujours de petits chromosomes et des noyaux peu chromatiques ;

d) deux hypothèses, essayant d'expliquer le sens des structures nucléaires interphasiques, l'une phylogénétique, l'autre physico-chimique, ont été données et discutées.

8° Le rôle structural du nucléole et celui de l'enchylème ont été précisés.

BIBLIOGRAPHIE

- ARCHAMBAULT (G.). — Notes sur le noyau d'*Eranthis hiemalis*. *Rev. Cytol. et Cytophysiol. vég.* 2, 229-240, 1936.
- ID. — La mitose somatique de *Victoria regia*. *Rev. Cytol. Cytophysiol. vég.* 3, 229-240, 1938.
- AVDULOV (N. P.). — Karyo-systematische Untersuchung der Familie Gramineen. *Bull. Appl. Bot.*, Leningrad, 43, 1-428, 1931.
- BABCOCK (E. B.), STEBBINS (G. L.) et JENKINS (J. A.). — Chromosomes and phylogeny in some genera of *Crepidinae*. *Cytologia*, vol. jub. de Fujii, 188-210, 1937.
- ID. — Genetic evolutionary processes in *Crepis*. *Amer. Nat.*, 76, 336-363, 1942.
- BELAR (K.). — Beiträge zur Kausalanalyse der Mitose. III. Untersuchungen an den Staubfadenhaarzellen und Blattmeristemzellen von *Tradescantia virginica*. *Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikrosk. Anatom.*, 10, 73-134, 1929.
- ID. — Über die reversible Entmischung des lebenden Protoplasmas. *Protoplasma*, 9, 209-244, 1930.
- BENOIST (J.). — Recherches caryologiques sur quelques espèces du genre *Salvia*. *Rev. Cytol. Cytophysiol. vég.*, 2, 415-440, 1937.
- BÉNTHAM et HOOKER. — *Genera Plantarum*. Londres, 1880.
- BILQUEZ (A. F.). — Contribution à la connaissance des noyaux du type euchromocentrique. Etude de la mitose chez le Lin cultivé. *Rev. Cytol. Cytophysiol. vég.*, 8, 97-103, 1945.
- BRACHET (J.-B.). — La localisation des acides pentose-nucléiques dans les tissus animaux et les œufs d'Amphibiens en voie de développement. *Arch. de Biol.*, 53, 207-257, 1942.
- ID. — Embryologie chimique. Masson édit., Paris, 510 pages, 1944.
- BUVAT (R.). — Structure du noyau chez *Brimeura amethystina* (Liliacées). *C. R. Soc. Biol.*, 136, 430-431, 1942.
- ID. — Recherches sur la différenciation des cellules végétales. *Ann. Sc. Nat.*, série 11, 5 et 6, 228, 1944-1945.
- ID. — La structure du noyau quiescent de quelques Liliacées et son intérêt systématique. *C. R. Soc. Biol.*, 139, 291-294, 1945.
- CASPERSSON (T.). — Die Eiweissverteilung in den Strukturen des Zellkerns. *Chromosoma*, 1, 562-604, 1940.
- ID. — Studien über den Eiweissumsatz der Zelle. *Naturwiss.*, 29, 33-43, 1941.
- CASPERSSON (T.) et SCHULTZ (S.). — Ribonucleic acids in both nucleus and cytoplasm and the function of the nucleolus. *Proc. nation. Acad. Sc. Washington*, 26, 507-515, 1940.
- CHAMBERS (R.). — Etudes de microdissection ; IV, les structures mitochondriales et nucléaires dans les cellules germinales mâles chez la Sauterelle. *La Cellule*, vol. jub. de Grégoire, 35, 109, 1924.
- CHEVALIER (E.). — Etude caryologique de cinq espèces australiennes d'*Acacia*. *Rev. Cytol. Cytophysiol. vég.*, 8, 77-95, 1945.
- CLAUDE (A.) et POTTER (J. S.). — Isolation of chromatin threads from the resting nucleus of leukemic cells. *The Journal of Experimental Medicine*, 77, 345-354, 1943.
- CREIGHTON (M.). — Chromosome structure in *Amblystoma punctatum*. *Cytologia*, 8, 497-504, 1937.
- DANGEARD (P.). — Recherches sur la structure du noyau chez quelques Angiospermes. *Le Botaniiste*, 28, 291-400, 1937.
- ID. — Sur la numération des chromocentres dans le noyau quiescent ou interphasique. *C. R. Ac. Sc.*, 206, 1752-1754, 1938.
- ID. — Changements de structure réversibles dans un noyau de type filamenteux réticulé (*Tradescantia*). *C. R. Soc. Biol.*, 135, 1681-1683, 1941.
- ID. — Sur les changements de structure réversibles dans le noyau et le cytoplasme des cellules de *Bryonia dioica*. *C. R. Soc. Biol.*, 135, 766, 1941.

- DANGEARD (P.). — L'action des fixateurs sur les noyaux euchromocentriques. *C. R. Ac. Sc.*, **212**, 173, 1941.
- ID. — Sur les changements de structure réversibles des noyaux et du cytoplasme dans les poils aériens de la Courge. *C. R. Ac. Sc.*, **212**, 713-716, 1941.
- ID. — Recherches sur la structure des noyaux et l'action des fixateurs, particulièrement de l'acéto-carmin. *Le Botaniste*, **31**, 113-187, 1941.
- ID. — Interprétation de la structure dans les noyaux euchromocentriques. *C. R. Soc. Biol.*, **136**, 549-551, 1942.
- ID. — Recherches sur les modifications du protoplasme dans les conditions permettant la survie de la cellule. *Le Botaniste*, **31**, 189-263, 1942.
- ID. — Sur les chromocentres rattachés aux nucléoles dans les noyaux euchromocentriques et sur une distinction à faire parmi ces noyaux. *C. R. Ac. Sc.*, **223**, 253-254, 1946.
- DARLINGTON (C. D.). — The Internal Mechanics of the Chromosomes. The Nuclear Cycle in *Fritillaria*. — II. Prophase pairing at meiosis in *Fritillaria*. III. Relational coiling and crossing-over in *Fritillaria*. *Proc. Roy. Soc. London*, série B, **807**, vol. 118, 33-96.
- ID. — Chromosome chemistry and gene action; *Nature*, **149**, 66-69, 1942.
- DARLINGTON (C. D.) et JANAKI-AMMAL (E. K.). — Chromosomes atlas of cultivated plants. *The University press*. Aberdeen, 1-397, 1945.
- DARLINGTON (C. D.) et LA COUR (L. F.). — Nucleic acid starvation in Chromosomes of *Trillium*. *Journ. Genet.*, **40**, 185-213, 1940.
- ID. — The handling of chromosomes. *Allen and Unwin*, Londres, 1942.
- DARLINGTON (C. D.) et THOMAS (P. T.). — Morbid mitosis and the activity of inert chromosomes in *Sorghum*. *Proc. Roy. Soc. London.*, **130**, 127-150, 1941.
- DAVIE (H. J.). — Cytological studies in the Malvaceae and certain related families. *Journ. of Genetics*, **28**, 33-67, 1933.
- DELAUNAY (L. N.). — Chromosomentheorie der Vererbung und die Chromosomen bei einigen Liliaceen. *Moniteur Jard. Bot. Tiflis*, **2**, 1-32, 1926.
- DELAUNAY (L. N.). — Phylogenetische Chromosomenverkürzung. *Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikrosk. Anat.*, **4**, 338-364, 1927.
- DELAY (C.). — Recherches sur le noyau des Légumineuses. *Rev. Cytol. Cytophysiol. vég.*, **4**, 183-230, 1940.
- ID. — Structure du noyau d'*Elodea canadensis*. *C. R. Soc. Biol.*, **133**, 231, 1940.
- ID. — Sur la fixation des noyaux réticulés. *C. R. Soc. Biol.*, **134**, 240, 1940.
- ID. — Sur le noyau des Lycopodiales. *Bull. Soc. Bot. de France*, **88**, 458, 1941.
- ID. — Sur les trichoblastes des racines de *Limnium Bogotense* Rich (Hydrocharidacées). *Bull. Soc. Bot. de France*, **88**, 480, 1941.
- ID. — Nouvel essai de classification des différents types de structure nucléaire. *C. R. Ac. Sc.*, **219**, 76-79, 1944.
- ID. — Répartition des différentes structures nucléaires chez les Dicotylédones. *C. R. Ac. Sc.*, **219**, 95-97, 1944.
- ID. — Structure nucléaire de *Datura Stramonium* L. *Ibid.*, **222**, 1407, 1946.
- ID. — Diagramme nucléaire des Aracées. *C. R. Ac. Sc.*, **222**, 1512-1513, 1946.
- DOULAT (E.). — Recherches caryologiques sur le *Tropaeolum majus*. *Bull. Soc. Sc. Dauphiné*, **60**, 1-40, 1941.
- ID. — Sur la structure des chromosomes dans les noyaux des Végétaux supérieurs. *Proc. Verb. Soc. Sc. Dauphiné*, **60**, 43, 1941.
- ID. — Le noyau et l'élément chromosomique chez les Spermatophytes. *Thèse de Doctorat*, Grenoble, 1943.
- ID. — Noyau et chromosomes chez le *Phoenix dactylifera* L. *Rev. Cytol. Cytophysiol. vég.*, **6**, 14-23, 1944.
- ID. — Observations caryologiques sur le *Bartsia alpina* L. *C. R. Ac. Sc.*, **222**, 1580-1582, 1946.
- DOUTRELIGNE (J.). — Chromosomes et nucléoles dans les noyaux du type euchromocentrique. *La Cellule*, **42**, 31-100, 1933.

- Id. — Les divers « types » de structure nucléaire et de mitose somatique chez les Phanérogames. *La Cellule*, **48**, 191-215, 1939.
- DUSSEAU (A.) et MAGNANT (C.). — Etude caryologique et dénombrement chromosomique chez une Phaseolée, *Voandzia subterranea* Thouars. *C. R. Ac. Sc.*, **212**, 456-458, 1941.
- Id. — Caractéristiques caryologiques de *Vigna ambacensis* Welw. *C. R. Ac. Sc.*, **213**, 276-277, 1941.
- EFTIMIU-HEIM (M^{me} P.). — Recherches sur le noyau des Orchidées. *Le Botaniste*, **31**, 61-110, 1941.
- EICHHORN (A.). — Aperçus sur le noyau à l'état quiescent. *Rev. Gén. Bot.*, **42**, 449-456, 1930.
- Id. — Recherches caryologiques comparées chez les Angiospermes et les Gymnospermes. *Arch. Bot.*, **5**, 1-98, 1931.
- Id. — Chromocentres et prochromosomes; leurs relations réciproques avec les chromosomes. *Rev. Gén. Bot.*, **44**, 260-265, 1932.
- Id. — La mitose somatique du Cotonnier. *C. R. Soc. Biol.*, **112**, 260, 1933.
- Id. — Sur l'existence de prochromosomes dans les noyaux de *Sinapis nigra*. *C. R. Soc. Biol.*, **112**, 535, 1933.
- Id. — Observations vitales sur les noyaux à structure non réticulée. *C. R. Soc. Biol.*, **112**, 1625, 1933.
- Id. — Etat actuel de nos connaissances sur le noyau et sa division chez les Végétaux supérieurs. *Bull. Hist. Appl.*, **11**, 42-54, 1933.
- Id. — Types définis et types intermédiaires dans la mitose des Végétaux. *Cytologia*, **5**, 253-268, 1934.
- Id. — Nouvelle contribution à l'étude des Végétaux à prochromosomes et à chromocentres. *Rev. Cytol. Cytophysiol. vég.*, **1**, 150-172, 1935.
- Id. — Le noyau et son évolution chez le *Crambe*. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, série X, **19**, 203-207, 1937.
- Id. — Evolution nucléaire et numération chromosomique chez *Begonia pictaviensis*. *C. R. Ac. Sc.*, **204**, 1081, 1937.
- Id. — Numération chromosomique et étude de la mitose chez deux *Crotalaria*. *C. R. Ac. Sc.*, **204**, 1669-1671, 1937.
- Id. — Etude caryologique de trois espèces d'*Acacia*. *Rev. Cytol. et Cytophysiol. vég.*, **3**, 54-62, 1933.
- Id. — Etude caryologique de quelques *Phaseolus*. *C. R. Ac. Sc.*, **206**, 1188, 1938.
- Id. — Numération chromosomique et évolution nucléaire chez deux *Tetrastigma* (Ampélidacées). *C. R. Ac. Sc.*, **206**, 1266-1268, 1938.
- Id. — Le noyau de *Lagarosiphon crispus*. *Bull. Mus.*, série 2, **15**, 461-463, 1943.
- EICHHORN (A.) et FRANQUET (R.). — Sur la caryocinèse de *Bolbostemma paniculatum* Franquet et de *Thladiantha dubia* Bunge, Cucurbitacées cultivées au Muséum. *Bull. Muséum Paris*, série 2, **111**, 343-348, 1931.
- Id. — La mitose somatique chez *Fatshedera Lizei*. *C. R. Soc. Biol.*, **112**, 744, 1933.
- Id. — Sur le noyau de *Musa Ensete* et sa division. *C. R. Soc. Biol.*, **117**, 653, 1934.
- Id. — Numération chromosomique et étude de la mitose somatique chez *Asclepias cornuti*. *C. R. Ac. Sc.*, **202**, 776, 1936.
- Id. — Numération chromosomique et évolution nucléaire chez le *Koeleruteria paniculata*. *C. R. Ac. Sc.*, **203**, 1069, 1936.
- EICHLER (A. W.). — Blütendiagramme, 575 pages, Leipzig, 1875.
- ENGLER-DIELS. — Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, 1936.
- ENGLER (A.) et PRANTL (K.). — Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894.
- FARDY (A.). — L'évolution des noyaux somatiques de *Nicotiana tabacum* L. et *N. sylvestris* Speg. et Comes, et les rapports entre nucléoles et chromosomes à satellites. *C. R. Soc. Biol.*, **136**, 587, 1941.
- FAVARGER (C.). — Recherches caryologiques sur la sous-famille des Silénoïdées. *Bull. Soc. Bot. de Suisse*, **56**, 365-446, 1946.

- FERNANDES (A.). — Sur le comportement d'un chromosome surnuméraire pendant la mitose. *Scientia Genetica*, **1**, 141-166, 1939.
- FERNANDES (A.) et SERRA (J. A.). — Euchromatine et hétérochromatine dans leurs rapports avec le noyau et le nucléole. *Bol. Soc. Broter.*, **19**, 2^e série, 68-116, 1944.
- GAISER (L. O.). — Chromosomes numbers in Angiosperms. *Bibliographia genetica*, **6**, 172-466, 1930.
- GARRIGUES (R.). — Sur les anomalies nucléaires observées dans les assises nourricières des grains de pollen. *C. R. Soc. Biol.*, **139**, 445-447, 1945.
- GAVAUDAN (P.). — Sur le devenir du nucléole pendant la caryocinèse et sur ses rapports généraux avec la chromatine thymonucléique. *C. R. Ac. Sc.*, **204**, 287-289, 1937.
- GAVAUDAN (P.), GAVAUDAN (N.) et PELLETIER (M.). — Sur l'évolution et la signification des appareils nucléolaires dans la caryocinèse somatique de quelques Angiospermes. *C. R. Ac. Sc.*, **200**, 575, 1935.
- GAZET DU CHATELIER (G.). — Un nouveau type de noyau interphasique. *Bull. Soc. Bot.*, **83**, 81-87, 1936.
- ID. — Sur les particularités cytologiques des Sterculiacées. *Rev. Cytol. et Cytophysiol. vég.*, **4**, 1-79, 1939.
- GEITLER (L.). — Der Spiralbau somatischer Chromosomen. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikrosk. Anat.*, **23**, 514-521, 1936.
- ID. — Über das Wachstum von Chromocentren-Kernen und zweierlei Heterochromatin bei Blütenpflanzen. *Zeitsch. Zellf. mikros. Anat.*, **28**, 133-153, 1938.
- ID. — Weitere Untersuchungen über den Spiralbau somatischer Chromosomen. *Zeitsch. f. Zellf. und mikros. Anat.*, **28**, 305-309, 1938.
- ID. — Die Polyploidie der dauergerichteten höheren Pflanzen. *Ber. dtsh. Bot. Ges.*, **58**, 131-142, 1940.
- ID. — Kern- und Chromosomenbau bei Protisten im Vergleich mit den höheren Pflanzen und Tieren. Ergebnisse und Probleme. Ein Sammelreferat. *Naturwiss.*, **30**, 162-167, 1942.
- GRAFL (I.). — Kernwachstum durch Chromosomenvermehrung als regelmässiger Vorgang bei der pflanzlichen Gewebe Differenzierung. *Chromosoma*, **1**, 265-275, 1939.
- GRANIK (E. B.). — A karyosystematic study of the genus *Agave*. *Am. J. Bot.*, **31**, 282-297, 1944.
- GRÉGOIRE (V.). — Euchromocentres et chromosomes dans les Végétaux. *Bull. Ac. Roy. Belg.*, **17**, 1435-1448, 1932.
- GUIGNARD (L.). — Sur l'origine des sphères directrices. *Journ. Bot.*, **8**, 241-249, 1894.
- GUILLIERMOND (A.). — Recherches ultra-microscopiques sur les cellules végétales et l'état physique des constituants morphologiques de la cellule. *Rev. Gén. Bot.*, **42**, 129-143, 193-204, 272-292, 473-490, 1930.
- ID. — Quelques remarques sur les noyaux porteurs de prochromosomes : le noyau de la racine de Courge et processus de sa division. *Vol. Jub. de Caullery*, 329-337, Paris, 1938.
- GUILLIERMOND (A.) et GAUTHÉRET (R.-J.). — Contribution à l'étude de la structure du noyau dans les cellules végétales. Noyaux à reticulum chromatique et noyaux à prochromosomes. *Rev. Cytol. Cytophysiol. vég.*, **2**, 354-375, 1937.
- GUILLIERMOND (A.), MANGENOT (G.) et PLANTEFOL (L.). — Traité de Cytologie végétale. *Le François*, éd., Paris, 1933.
- HACKEL (E.). — « Gramineen », dans ENGLER und PRANTL « Die natürlichen Pflanzenfamilien » ; **2**, 1887.
- HAKANSSON (A.). — Die Chromosomen einiger Scirpoideen. *Hereditas*, **10**, 277-292, 1927-1928.
- HAMEL (J.). — Etudes caryologiques sur quelques Bégoniacées. *Rev. Cytol. Cytophysiol. vég.*, **2**, 392-414, 1937.
- ID. — Etude de la mitose somatique et numération chromosomique chez quelques Loasacées. *Rev. Cytol. Cytophysiol. vég.*, **3**, 153-171, 1938.

- Id. — Note sur la mitose somatique d'une Urticacée nouvelle cultivée dans les serres du Muséum. *Bull. Muséum Paris*, série 2, **11**, 271-272, 1939.
- HARZ (B.). — Beiträge zur Systematik der Gramineen. *Linnea*, **43**, 1880.
- HEILBOEN (O.). — Chromosomes studies in Cyperaceae. *Hereditas*, **11**, 182-192, 1928.
- HEITZ (E.). — Der Nachweis der Chromosomen. Vergleichende Studien über ihre Zahl, Grösse und Form im Pflanzenreich. *Zeitschr. Bot.*, **18**, 625-681, 1926.
- HEITZ (E.). — Das Heterochromatin der Moose. *Jb. f. wiss. Bot.*, **69**, 762-818, 1928.
- HEITZ (E.). — Heterochromatin, Chromocentren, Chromomeren. *Ber. d. dtsh. Bot. Ges.*, **47**, 274-284, 1929.
- Id. — Die Ursache der gesetzmässigen Zahl, Lage, Form und Grösse pflanzlicher Nukleolen. *Planta*, **12**, 776-884, 1931.
- Id. — Nukleolen und Chromosomen in der Gattung *Vicia*. *Planta*, **15**, 495-505, 1932.
- Id. — Die Herkunft der Chromocentren. *Planta*, **18**, 571-639, 1932.
- Id. — Ueber α - und β -Heterochromatin sowie Konstanz und Bau der Chromosomen bei *Drosophila*. *Biol. Zentralbl.*, **54**, 588-609, 1934.
- Id. — Chromosomenstruktur und Gene. *Zeits. Ind. Abst. Vererb.*, **69-70**, 402-447, 1935.
- HENRI (P.). — Etudes cytologiques sur le Palmier à huile (*Elaeis Guineensis* Jacq.). *Inst. Rech. pour les huiles de palme et oléagineux* (I. R. H. O.) série scient. n° 1, 1945.
- HICKS (G. C.). — Chromosomes studies in the Cyperaceae with special reference to *Scirpus*. *Bot. Gaz.*, **86**, 296-317, 1928.
- HOCQUETTE (M. et M^{me}). — Considérations sur la structure de *Cucurbita Pepo*. *C. R. Soc. Biol.*, **124**, 571-574, 1938.
- HOLLANDE (A.). — Etude cytologique et biologique de quelques Flagellés libres. Volvocales, Cryptomonadines, Eugléniens, Protomastigiens. *Arch. de Zool. Exp.*, Paris, **268**, 1942.
- HUNTER (W. S.). — A caryosystematic investigation in the Gramineae. *Can. Journ. of Research*, **2**, 213-241, 1934.
- HUREL-PY (M^{me} G.). — Le nucléole des Végétaux supérieurs et la réaction de Feulgen. *C. R. Soc. Biol.*, **121**, 5, 1936.
- Id. — La réaction de Feulgen sur la cellule végétale. *Rev. de Cytol. et Cytophysiol. vég.*, **2**, 67-76, 1936.
- HUSQUINS (C. L.) et SMITH (S. G.). — A cytological study of genus *Sorghum* Pers. *Journ. Genet.*, **28**, 387-395, 1934.
- HUTCHINSON (J.). — The families of flowering plants. I. Dicotyledones. 320 pages. II. Monocotyledones, 242 pages. *Macmillan*. édit., Londres, 1934.
- JEFFREY (E. G.). — On the structure of chromosomes. *Science*, **84**, 372, 1936.
- JOUVENEL-MARCILLAC (M.). — Recherches sur le noyau. Structure du noyau quiescent, mitose somatique et mitose réductrice chez *Brassica campestris*. *Rev. Gén. Bot.*, **51**, 4-35, 1939.
- Id. — Le noyau des Papavéracées. *C. R. Ac. Sc.*, **215**, 29-31, 1942.
- KARSTEN (G.). — Ueber Beziehungen der Nucleolen zu den Centrosomen bei *Psilotum triquetrum*. *Ber. d. D. Bot. Ges.*, **11**, 555-562, 1893.
- MAC KELVEY (S. D.) et SAX (K.). — Taxonomie and cytological relationships of *Yucca* and *Agave*. *Jl. Arnold Arboretum*, **14**, 76-81, 1933.
- KOERPERICH (J.). — Etude comparée du noyau et de la cinèse dans *Nothoscordum*, *Beschorneria* et *Eucomis*, relations morphologiques entre noyau et protoplasma. *La Cellule*, **39**, 307-398, 1930.
- KOSTOFF (D.). — Further studies upon the chromosome structure and behaviour. *La Cellule*, **48**, 179-187, 1939.
- KOZHUCHOW (Z. A.). — Karyotypische Eigentümlichkeiten der kultivierten *Cucurbitaceae*. *Bull. Appl. Bot.*, **14**, 89-96, 1925.
- KRISHNASWAMI (N.). — Untersuchungen zur Cytologie und Systematik der Gramineen. *Beih. z. bot. Centralbl.*, **60**, 1-55, 1940-1941.

- KUWADA (Y.). — On the Spiral structure of the Chromosomes. *Bot. Mag. Tokyô*, **41**, 100-109, 1927.
- ID. — The double coiled Spiral Structure of Chromosomes. *Bot. Mag. Tokyô*, **46**, 307-310, 1932.
- ID. — On the structure of the cells nucleus. *Jap. Journ. Microb. and Pathol.*, **30**, 1689-1691, 1936.
- ID. — The hydration and deshydration phenomena in mitosis. *Cytologia*, vol. jub. *Fujii*, 389-402, 1937.
- ID. — Behaviour of chromonemata in mitosis. VII. A chromosome study by the artificial uncoiling method of the chromonemata spirals. *Ibid.*, **9**, 17-22, 1938.
- LANGLET (O.). — Beiträge zur Zytologie der Ranunculaceen. *Svensk Bot. Tids.*, **21**, 169-184, 1928.
- LANGLET (O.). — Über Chromosomen Verhältnisse und Systematik der Ranunculaceae. *Svensk Bot. Tids.*, **30**, 381-399, 1932.
- LEWITSKY (G. A.). — The karyotype in systematics. *Bull. Appl. Bot.*, **27**, 187-240, 1931.
- LITARDIÈRE (R. de). — Recherches sur l'élément chromosomique dans la caryocinèse des Filicinales. *La Cellule*, **31**, 253-473, 1921.
- ID. — Observations relatives au cycle du nucléole dans la caryocinèse somatique. *C. R. Ac. Sc.*, **200**, 341-343, 1935.
- ID. — Observations sur la caryocinèse somatique du *Begonia incarnata* Lunk et Otto var. *metallica* Hort. *Journ. Inst. Bot. Acad. Sc. Ukr. Kiew*, **18-19**, 271-279, 1938.
- ID. — Recherches caryologiques et caryo-taxonomiques sur les Borraginacées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord*, **32**, 315-330, 1941.
- ID. — Sur la structure nucléaire de *Brimeura amethystina* (L.) Salisb. *C. R. Soc. Biol.*, **137**, 501, 1943.
- LITARDIÈRE (R. de) et DOULAT (E.). — Recherches caryologiques sur le *Crambe maritima*. Le noyau somatique et l'évolution chromosomique. *Bul. Soc. Bot. Fr.*, **89**, 4-8, 1942.
- LUNDEGARDH (H.). — Über Kernteilung in den Wurzelmeristemzellen von *Vicia Faba*. *Svensk bot. Tidskr.*, **4**, 174-196, 1910.
- ID. — Chromosomen, Nucleolen und die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyocinèse. *Beitr. z. Biol. d. Pflanzen*, **11**, 373-542, 1912.
- MALVESIN-FABRE (G.). — Modifications de structure observées sur le noyau vivant chez *Arum italicum*. *C. R. Soc. Biol.*, **135**, 590-591, 1941.
- ID. — Relations entre l'état de division de la chromatine et l'intensité du métabolisme cellulaire. *C. R. Ac. Sc.*, **221**, 636-637, 1945.
- MANGENOT (G.). — Action de la colchicine sur les racines d'*Allium Cepa*. *Actual. scient. et industr.*, Paris, Hermann éd., 126 pages, 1942.
- ID. — Sur une mitose abortive dans les cellules du tapis archégonial des Pins. *C. R. Soc. Biol.*, **139**, 266-268, 1945.
- ID. — Sur l'organisation d'une Balanophoracée : *Thonningia coccinea* Vahl. *C. R. Ac. Sc.*, **224**, 587-589, 1947.
- MARTENS (P.). — Le cycle du chromosome somatique dans les Phanérogames. I. *Paris quadrifolia*. *La Cellule*, **32**, 331-428, 1922. II. *Listera ovata*. *La Cellule*, **36**, 125-214, 1924.
- ID. — Recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante. *La Cellule*, **38**, 39-174, 1927.
- MARTENS (P.). — La structure vitale du noyau et l'action des fixateurs. *C. R. Ac. Sc.*, **184**, 615, 1927.
- ID. — Les structures nucléaires et chromosomiques dans la cellule vivante et dans la cellule fixée. *Bull. Hist. appl.*, **5**, 229-253, 1928.
- ID. — Nouvelles recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante. *La Cellule*, **39**, 169-216, 1929.
- ID. — A propos d'un milieu d'observations « vitales ». *Bull. Soc. Roy. Bot. de Belg.*, **67**, 76-77, 1934.
- MARTENS (P.) et CHAMBERS (R.). — Etudes de microdissection. Les poils staminaux de *Tradescantia*. *La Cellule*, **41**, 133-144, 1932.

- MARSHAK (A. G.). — The structure of somatic chromosomes. *Journ. of Heredity*, **27**, 458-463, 1936.
- MATSUURA (H.). — On the relation of chromosomes to nucleolus. *Bot. et Zool.*, **3**, 1589-1594, 1936.
- MILOVIDOV (P. F.). — Zur Theorie und Technik der Nuklealfärbung. *Protoplasma*, **25**, 570-597, 1936.
- Id. — Bibliographie der Nukleal- und Plasmalreaktion. *Protoplasma*, **31**, 246-266, 1938.
- MUNTZING (A.). — Cytological studies of extrafragment chromosomes in rye. *Hereditas*, **30**, 213-248, 1944, **31**, 457-477, 1945.
- NEBEL (B. R.). — Chromosome structure in *Tradescantia*. I. Methods and morphology. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikrosk. Anat.*, **16**, 251-284, 1932.
- Id. — Chromosome structure in *Tradescantia*. II. The direction of coiling of the chromonema in *Tradescantia reflexa*, *T. Virginiana*, *Zebrina pendula*, and *Rhoeo discolor*. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikrosk. Anat.*, **16**, 285-304, 1932.
- Id. — Chromosomes structure in *Tradescantia*. IV. The history of the chromonemata in mitosis of *Tradescantia reflexa*. *Raf. Cytologia*, **5**, 1-14, 1933-34.
- Id. — Structure of *Tradescantia* and *Trillium* chromosomes with particular emphasis on number of chromonemata. *Symp. Quant. Biol.*, **9**, 7, 1941.
- NEBEL (B. R.) et RUTTLE (M. L.). — Chromosome structure. IX : *Tradescantia reflexa* and *Trillium erectum*. *Amer. Journ. Bot.*, **23**, 652-663, 1936.
- NEMEC (B.). Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. Berlin, 1-522, 1910.
- OSTERGREN (G.). — Heterochromatic B-chromosomes in *Anthoxanthum*. *Hereditas*, **33**, 201-296, 1947.
- PAINTER (T. S.). — The structure of the salivary chromosomes. *Amer. Natural.*, **73**, 315-330, 1939.
- PELLETIER (M.). — Recherches caryologiques sur l'*Aesculus Hippocastanum* L. *Le Botaniste*, **27**, 287, 1935.
- PERRY (B.). — Chromosome number and phylogenetic relationships in the *Euphorbiaceae*. *Amer. Journ. Bot.*, **30**, 527-543, 1943.
- PETERFI (T.) et KOJIMA (H.). — Die Wirkung mikrurgischer Eingriffe auf den Ruhekern der Pflanzenzellen. *Protoplasma*, **25**, 489-500, 1936.
- POUCQUES (M.-L. de). — Etude caryologique sur quelques Légumineuses exotiques. *Rev. Cytol. Cytophysiol. vég.*, **8**, 117-128, 1945.
- PRAT (H.). — La systématique des Graminées. *Ann. Sc. Nat.*, **18**, 165-258, 1936.
- RESENDE (F.). — Über die Chromosomenstruktur in der Mitose der Wurzelspitzen. *Chromosoma*, **1**, 486-521, 1940.
- Id. — Hétérochromatine. *Port. Acta Biol.*, **1**, 139-173, 1945.
- REUTER (E.). — Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung gewisser Chromosomenfragen. *Acta Zool. Fennica*, **9**, 1-485, 1930.
- ROSEN (F.). — Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben. *Beitr. z. Biol. d. Pflanz.*, **7**, 225-312, 1896.
- SALMON (J.). — Formation et structure des tubes criblés dans l'axe hypocotylé de *Cucurbita Pepo*. *C. R. Ac. Sc.*, **208**, 1041-1043, 1939.
- Id. — Sur le mode cytologique de formation des vaisseaux du bois dans *Cucurbita Pepo*. *C. R. Ac. Sc.*, **210**, 606-608, 1940.
- SANTOS (J. K.). — Determination of sex in *Elodea*. *Bot. Gaz.*, **75**, 42-59, 1924.
- SCHAEDE (R.). — Über das Verhalten des Nucleolus während der Kernteilung. *Protoplasma*, **6**, 41-54, 1928.
- Id. — Beiträge zum Artefaktproblem. *Protoplasma*, **25**, 466-491, 1935.
- Id. — Untersuchungen mit der Nuclealreaktion an Kern und Kernteilung. *Planta*, **26**, 167-192, 1937.
- Id. — Die Orts und Gestaltsveränderungen der Chromosomen vor der Bildung der Äquatorialplatte. *Protoplasma*, **39**, 365-372, 1938.
- SCHAFFNER (J. H.). — Karyokinesis in the root tip of *Allium Cepa*. *Bot. Gaz.*, **26**, 225-238, 1898.

- SCHULZ-GOEBEL (H.). — Entwicklungsgeschichtlich = zytologische Studien an der Umbelliferen, Unterfamilie der Apioideen. *Beit. z. Biol. der Pfl.*, **18**, 245-298, 1930.
- SCHURHOFF (P. N.). — Die Zytologie der Blütenpflanzen. 792 p. Stuttgart.
- SCHWARZ (W.). — Hinweis auf abnorme Kernverhältnisse im Endospermhäutchen von *Fritillaria imperialis*. *Protoplasma*, **19**, 249-254, 1933.
- SENN (H. A.). — Chromosome number relationships in the *Leguminosae*. *Bibliogr. Genetica*, **12**, 176-336, 1938.
- SERRA (J. A.). — An attempt at a synthesis of the physiological and cytological concept of gene. *Bol. Soc. Brot.*, **19**, 1944.
- SERRA (J. A.) et QUIEROZ LOPES (A.). — Données pour une cytophysiologie du nucléole. L'activité nucléolaire pendant la croissance de l'ovocyte chez les *Heliconidae*. *Portug. Acta Biol.*, **1**, 51-91, 1945.
- SHARP (L. W.). — Structure of large somatic chromosomes. *Bot. Gaz.*, **88**, 349-382, 1929.
- SHIGENAGA (M.). — On the action of Sodium glycocholate on nuclei and chromosomes. *Mem. Coll. Sc. Kyoto Imp. Univ.*, **8**, 217-231, 1933.
- SHINKE (N.). — On the spiral structure of chromosome in some higher plants. *Mem. Coll. Sc. Kyoto Imp. Univ.*, **5**, 239-245, 1930.
- Id. — An experimental study on the structure of living nuclei in resting stage. *Cytologia. Vol. jub. de Fujii*, 449-453, 1937.
- Id. — Experimental studies of cell-nuclei. *Mem. of the Coll. Agric. Kyoto Imp. Univ.*, **15**, 1-126, 1939.
- SIMONET (M.). — Recherches cytologiques et génétiques chez les *Iris*. *Bull. Biol. de France et de Belgique*, **66**, 255-444, 1932.
- Id. — Nouvelles recherches cytologiques et génétiques chez les *Iris*. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, **10**, 231-383, 1934.
- SINNOT (E.) et BAILEY (Iw.). — Investigation on the Phylogeny of the Angiosperms; The origin and dispersal of the herbaceous Angiosperms. *Ann. Bot.*, **28**, 547-600, 1914.
- SKOVSTED (A.). — Chromosome numbers in the Malvaceae; I. *Journ. of Genet.*, **31**, 263-296, 1935.
- Id. — Chromosome numbers in the Malvaceae; II. *C. R. Trav. Labor. Carlsb. in Physiol.*, **23**, 195-242, 1942.
- SMITH (B. N.). — Notes on the cytology and distribution of the Dioscoraceae. *Bull. Torrey Bot. Club*, **64**, 189-197, 1937.
- SMITH (F. H.). — The relation of the satellites to the nucleolus in *Galtonia candicans*. *Amer. Journ. Bot.*, **20**, 188-195, 1933.
- Id. — The structure of the somatic and meiotic chromosomes of *Galtonia candicans*. *La Cellule*, **41**, 241-265, 1932.
- STENAR (H.). — Zur Embryologie der Asphodeline Gruppe. Ein Beitrag zur systematischen Stellung der Gattungen, *Bulbine* und *Paradisea*. *Svensk Bot. Tidskr.*, **22**, 145-159, 1928.
- STRASBURGER (E.). — Über Kern und Zellteilung in Pflanzenreich. *Histol. Beitr.*, **1**, 1-258, Iena, 1888.
- STRASBURGER (E.). — Über geschlechtsbestimmende Ursachen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **48**, 427-520, 1910.
- STRUGGER (S.). — Zur Kolloidchemie des ruhenden Zellkerns. *Mitt. Naturwiss. Ver. f. Neudorpommern u. Rugen.*, **57**, **58**, 31-52, 1930.
- Id. — Beiträge zur Kolloidchemie des ruhenden Zellkerns. *Protoplasma*, **10**, 163, 1930.
- Id. — Über Plasmolyse mit Kaliumrhodanid. *Ber. d. d. bot. Ges.*, **50**, 24-31, 1932.
- TELEZYNSKI (N.). — Cycle évolutif du chromosome somatique. I. Observations vitales sur les poils staminaux de *Tradescantia virginica*. *Acta Soc. Bot. Poloniae*, **7**, 381-433, 1930. II. Observation sur le matériel fixé (racines d'*Haemanthus Katharinae* Back). *Acta Soc. Bot. Poloniae*, **8**, 109-132, 1931.
- Id. — Observations vitales sur la structure nucléaire dans les poils staminaux de *Tradescantia*. *C. R. Soc. Biol.*, **104**, 167, 1930.
- Theron (A.). — Recherches morphologiques et cytologiques sur les fleurs de *Viola odorata*. *Rev. Cytol. et Cytophysiol. vég.*, **4**, 101-117, 1939.

- TISCHLER (G.). — Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen *Bryonia* Bastard. *Ber. d. D. Bot. Ges.*, **24**, 83-96, 1906.
- ID. — Allgemeine Pflanzenkaryologie. *Handbuch der Pflanzenanatomie*, vol. I, Borntraeger, 1921-1923.
- ID. — Pflanzliche Chromosomen Zahlen. *Tabulae Biologicae*, **7**, 109-226, 1931.
- ID. — **12**, 58-115, 1937. **16**, 102-218, 1938.
- ID. — Allgemeine Pflanzenkaryologie : I. Der « Ruhekern ». *Handbuch der Pflanzenanatomie*, **2**, 1-630, 1934.
- TURCHINI, CASTEL et KHAN VAN KIEN. — Contribution à l'étude histochimique de la cellule. Une nouvelle réaction nucléaire. *Bull. Histol. Appl.*, **21**, 124-127, 1944.
- UBISCH (G. v.). — Beitrag zu einer Faktoranalyse von Gerste. *Zeitschr. Indukt. Abst. Vererb. Lehre*, **25**, 198-210, 1921.
- VALLE (P. Della). — La morfologia della chromatina dal punto di vista fisico. *Archiv. Zoolog.*, **6**, 37-321, 1912.
- ID. — Die Morphologie des Zellkerns und die Physik der Kolloide. *Zeitschr. f. Chemie u. Industrie d. Kolloide*, **12**, 12-16, 1913.
- VANDEL (A.). — Recherche sur la génétique et la sexualité des Isopodes terrestres. X. Etude des garnitures chromosomiques de quelques espèces d'Isopodes marins dulçaquicoles et terrestres. *Bull. Biol. France et Belgique*, **81**, 154-176, 1947.
- VEJDOVSKY (F.). — Zum Problem der Vererbungsträger. *Gesell. wiss. Prag*, 184 p., 1911-1912.
- ID. — Structure and development of the « Living matter ». *Rev. Bohem. Soc. Sci.*, 360 pages, 1926-1927.
- WADA (B.). — Anstischversuche an den Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica*. *Cytologia*, **1**, 404-416, 1930.
- ID. — Mikrurgische Untersuchungen lebender Zellen in der Teilung. II. Das Verhalten der Spindelfigur und einige ihrer physikalischen Eigenschaften in den somatischen Zellen. *Cytologia*, **5**, 381-406, 1935.
- ID. — Idem III. Die Einwirkung der Plasmolyse auf die Mitose der Staubfadenhaarzellen von *Tradescantia reflexa*. *Cytologia*, **6**, 198-212, 1936.
- ID. — Idem IV. Die Einwirkung auf die Mitose bei Staubfadenhaarzellen von *Tradescantia*. *Cytologia*, **6**, 363-370, 1936.
- WAHL (H. A.). — Chromosome numbers and meiosis in the genus *Carex*. *Amer. Journ. Bot.*, **27**, 458-470, 1940.
- WANSCHER (J. H.). — Secondary (chromosome) associations in Umbelliferae and Bicornes. *The New Phytologist*, **33**, 58-65, 1933.
- ID. — The basic chromosome number of the higher plants. *The New Phytologist*, **33**, 101-126, 1933.
- WHITE (M. J. D.). — Cytology and cell physiology. V. Nucleus, chromosomes and genes. *Oxford, Clarendon Press*, 139-159, 1942.
- YAMAHA (G.). — Einige Beobachtungen über die Zellteilung in den Archesporen und Sporen-Mutterzellen von *Psilotum triquetrum* Sw. mit besonderer Rücksicht auf die Zellplattenbildung. *Tokyo Bot. Mag.*, **39**, 164-168, 1925.
- YAMPOLSKY (C.). — The cytology of the ovarian trichomes of *Mercurialis annua*. *Cytologia*, **8**, 208-219, 1937.
- ZEEUW (J. de). — Recherches sur les noyaux euchromocentriques et leur division (*Lupinus luteus* et *L. hirsutus*). *La Cellule*, **44**, 989, 1936.
- ZIRKLE (C.). — Nukleolus in root tip mitosis in *Zea Mays*. *Bot. Gaz.*, **86**, 402-418, 1928.

PLANCHES

PLANCHE I

Observations vitales et expérimentation

- FIG. 1. — *Elodea canadensis*, noyau quiescent observé *in vivo*.
FIG. 2. — *Cucurbita Pepo*, noyau quiescent observé *in vivo*.
FIG. 3. — *Cucurbita Pepo*, noyau en voie d'altération ; les euchromocentres deviennent plus réfringents.
FIG. 4. — *Sagittaria* sp., noyau quiescent observé *in vivo*.
FIG. 5. — *Cucurbita Pepo*, début de fixation par le liquide de Helly (sans coloration).
FIG. 6. — *Elodea canadensis*, début de fixation par le liquide de Helly (sans coloration).
FIG. 7. — *Cucurbita Pepo*, noyau ayant été fixé depuis quinze heures par le liquide de Benda (sans coloration).
FIG. 8. — *Cucurbita Pepo*, noyau ayant été fixé depuis quinze heures par le liquide de Regaud (sans coloration).
FIG. 9 et 10. — *Sagittaria* sp., noyau ayant été fixé quinze heures par le liquide de Regaud (sans coloration).
FIG. 11. — *Elodea canadensis*, noyau fixé par le liquide de Helly, coloré par la méthode de Feulgen.
FIG. 12 et 13. — *Sagittaria*, noyaux fixés par le liquide de Regaud et colorés par réaction nucléale.
FIG. 14. — *Cucurbita Pepo*, noyau fixé par le liquide de Helly et coloré par la méthode de Feulgen.
FIG. 15. — *Cucurbita Pepo*, noyau ayant subi l'action d'une solution acétique (1 p. 100) pendant trois minutes, observé *in vivo*, susceptible de retrouver son état primitif.
FIG. 16. — *Cucurbita Pepo*, noyau ayant subi le même traitement que le précédent observé après fixation et coloration (Helly-Feulgen).
FIG. 17. — *Cucurbita Pepo*, noyau ayant subi l'action de l'eau acétique pendant dix minutes ; observé après fixation et coloration (Helly, Feulgen).
FIG. 18. — *Elodea canadensis*, noyau observé *in vivo* après avoir subi pendant une minute l'action d'une solution acétique à 1 p. 1.000, pouvant retrouver son homogénéité primitive.
FIG. 19. — *Elodea canadensis*, noyau ayant subi l'action trop prolongée d'une solution acétique à 1 p. 1.000, examiné après fixation au Helly et coloration au Feulgen.

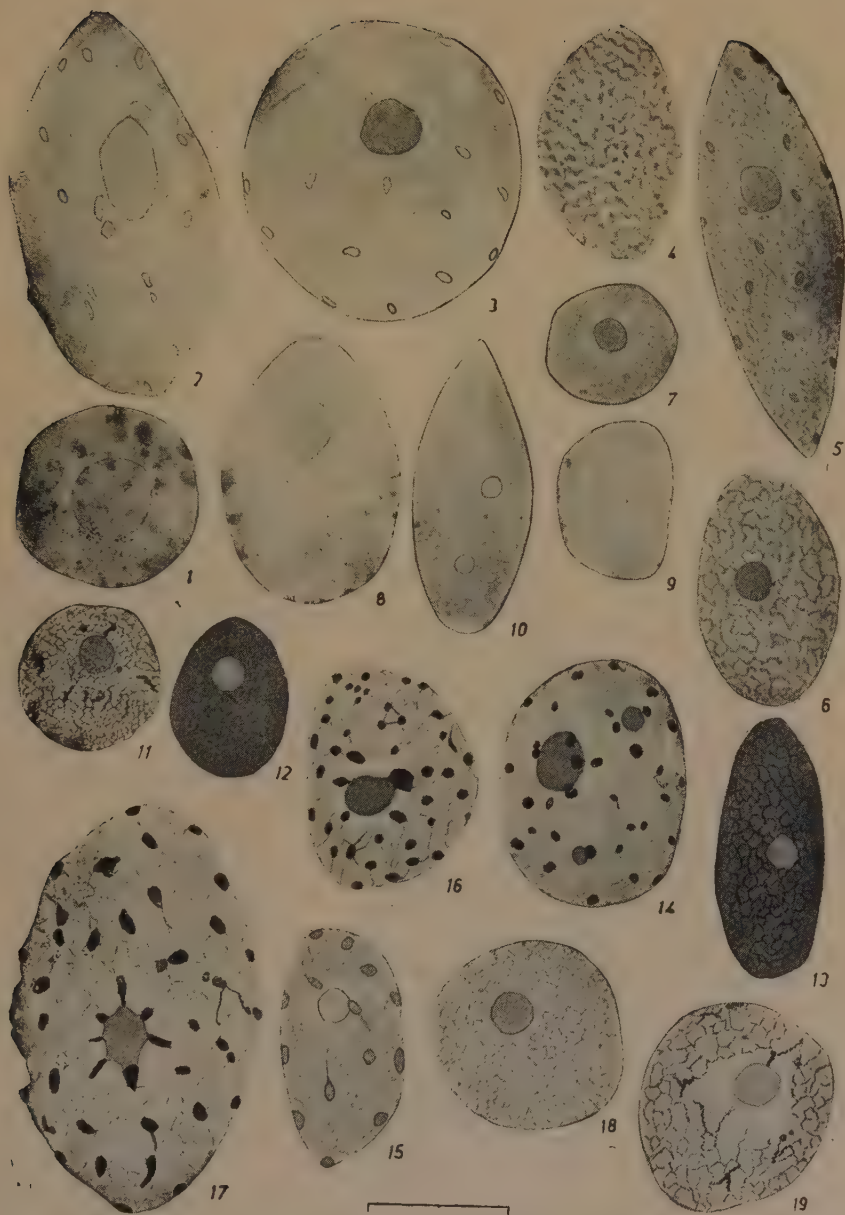


PLANCHE I

PLANCHE II

FIG. 20. — *Elodea canadensis*, noyau ayant subi l'action ménagée d'une solution acétique à 1 p. 1.000, fixé au Helly, coloré par réaction nucléale.

FIG. 21 et 22. — *Sagittaria* sp., noyaux homogénéisés par l'action d'une solution hypertonique de glucose (observations vitales).

FIG. 23. — *Sagittaria* sp., noyau ayant subi le même traitement que les précédents, examinés après fixation au Helly et réaction nucléale.

Le type nucléaire varie-t-il avec les tissus ? Cucumis sativus L.

FIG. 24. — Noyau du parenchyme libérien (H-F).

FIG. 25. — Noyau d'un tube criblé en voie de différenciation (H-F) (*).

FIG. 26. — Noyau d'un tube criblé, montrant des signes d'altération (H-F).

FIG. 27. — Noyau des poils sécréteurs de l'étamine (jeune fleur ; H-F).

FIG. 28. — Noyau des poils sécréteurs de l'étamine (fleur âgée ; H-F).

FIG. 29. — Noyau de la graine sèche (Plérôme ; H-F).

FIG. 30. — Noyau de la graine réhydratée (parenchyme palissadique ; H-F).

FIG. 31. — Noyau de la graine hydratée (périblème ; 28 euchromocentres ; H-F).

FIG. 32. — Noyau de l'anthérozoïde (H-F).

FIG. 33. — Noyau de l'oosphère (H-F).

FIG. 34. — Noyau d'une antipode (H-F).

FIG. 35. — Noyaux du sac après leur fusion (H-F).

Urtica pilulifera (H-F) :

FIG. 36. — a) Noyau du poil sécréteur de l'extrémité de la première feuille.

b) Noyau de la base du poil (même échelle).

Lactuca perennis :

FIG. 37. — Noyau végétatif du pollen (H-F).

FIG. 38. — Noyau de l'anthérozoïde (H-F).

Pisum sativum :

FIG. 39. — Noyau de la radicule de la graine sèche (H-F).

(*) Les fixateurs et les méthodes de coloration utilisés sont désignés par leurs initiales : (H), Helly, (B), Benda ; (N), Navachine ; (F), méthode de Feulgen ; (V), violet de Gentiane.

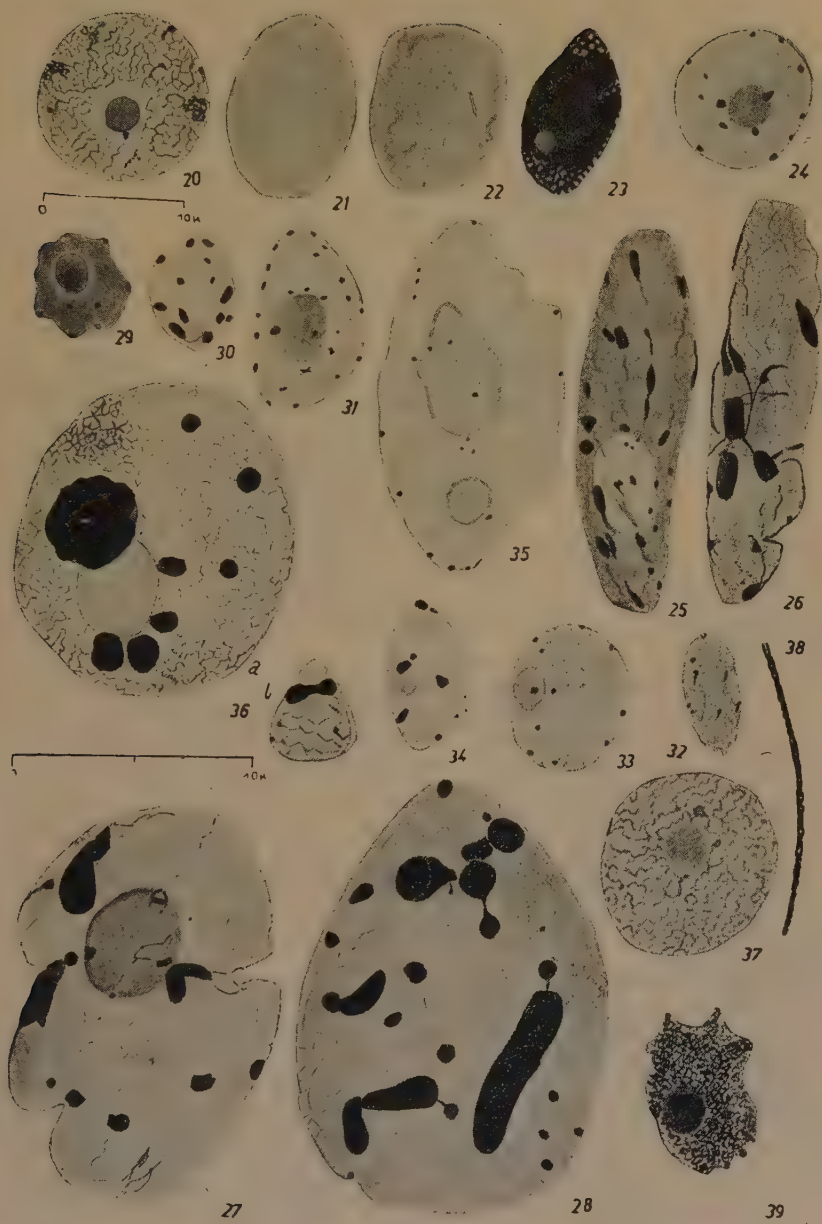


PLANCHE II

PLANCHE III

Allium Cepa

- FIG. 40. — Télaphase (H-F).
FIG. 41-42. — Noyaux interphasiques (H-F).
FIG. 43. — Noyau interphasique, vue polaire (H-F).
FIG. 44. — Noyau interphasique ; filaments du réseau vus sous une seule épaisseur (H-F).
FIG. 45. — Noyau d'une cellule procambiale (H-F).

Triticum vulgare

- FIG. 46. — Noyaux télaphasiques (H-F).
FIG. 47. — Noyau interphasique (H-F).

Hordeum vulgare

- FIG. 48. — Noyaux télaphasiques (H-F).
FIG. 49. — Noyau interphasique (H-F).
FIG. 50. — Noyau d'une cellule procambiale (H-F).
FIG. 51. — Noyau du parenchyme cortical. (H-F).
FIG. 52. — Noyau d'une cellule procambiale (H-F).
FIG. 53. — Prophase (N-V).

Pisum sativum

- FIG. 54. — Fin de télaphase, début d'interphase (H-F).

Zea Mays

- FIG. 55. — Noyau interphasique (H-F).
FIG. 56. — Noyau d'une cellule procambiale (H-F).

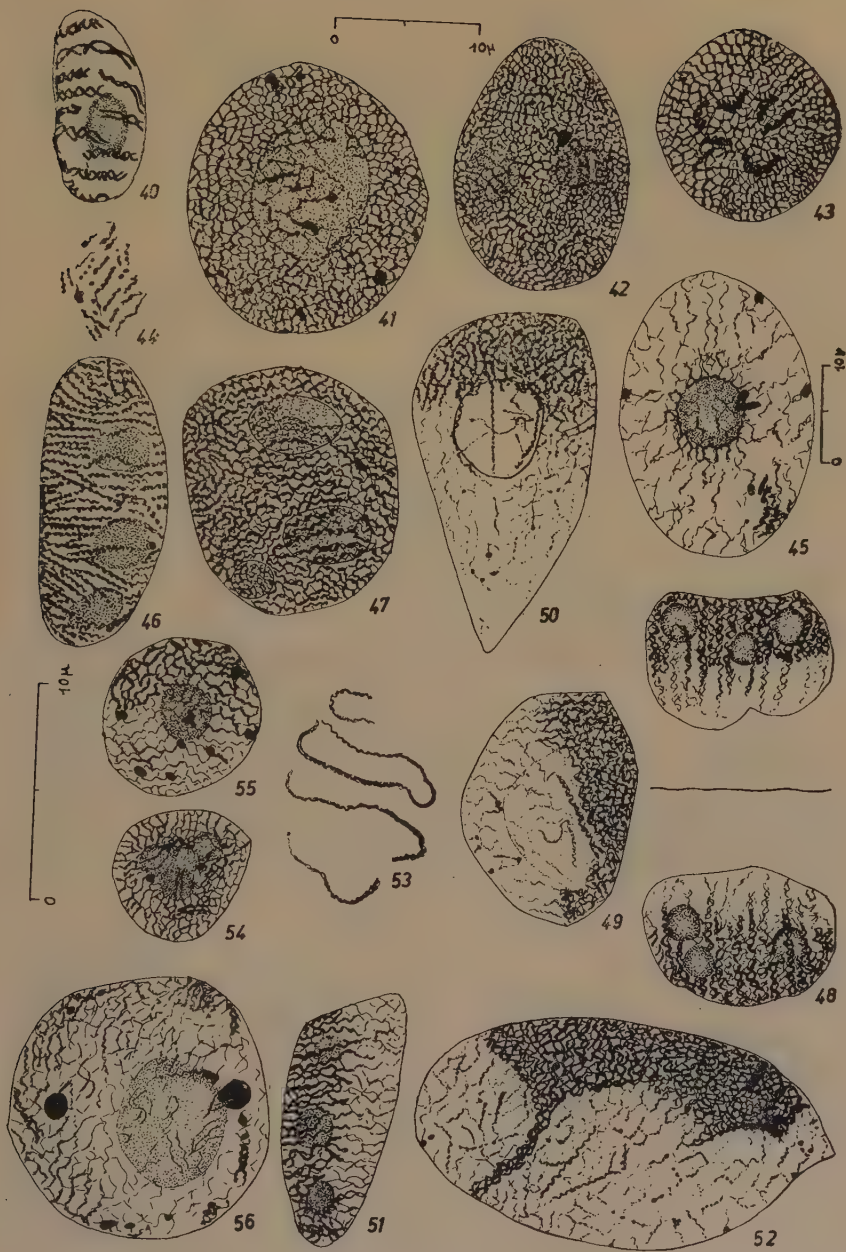


PLANCHE III

PLANCHE IV

Pinus pinaster

- FIG. 57. — Télaphase (H-F).
FIG. 58. — Début d'interphase (H-F).
FIG. 59, 60, 61, 62. — Interphase (H-F).
FIG. 63. — Interphase (N-V).
FIG. 64-66. — Début de prophase (H-F).
FIG. 65. — Noyau de la coiffe (H-F).
FIG. 67. — Noyau d'une cellule procambiale (H-F).

Psilotum triquetrum

- FIG. 68-69. — Noyaux quiescents (H-F).
FIG. 70. — Début de prophase (H-F).
FIG. 71. — Fin de prophase (H-F).
FIG. 72. — Noyau téléphasique (coupe longitudinale H-F).
FIG. 73. — Noyau téléphasique (coupe transversale, H-F).

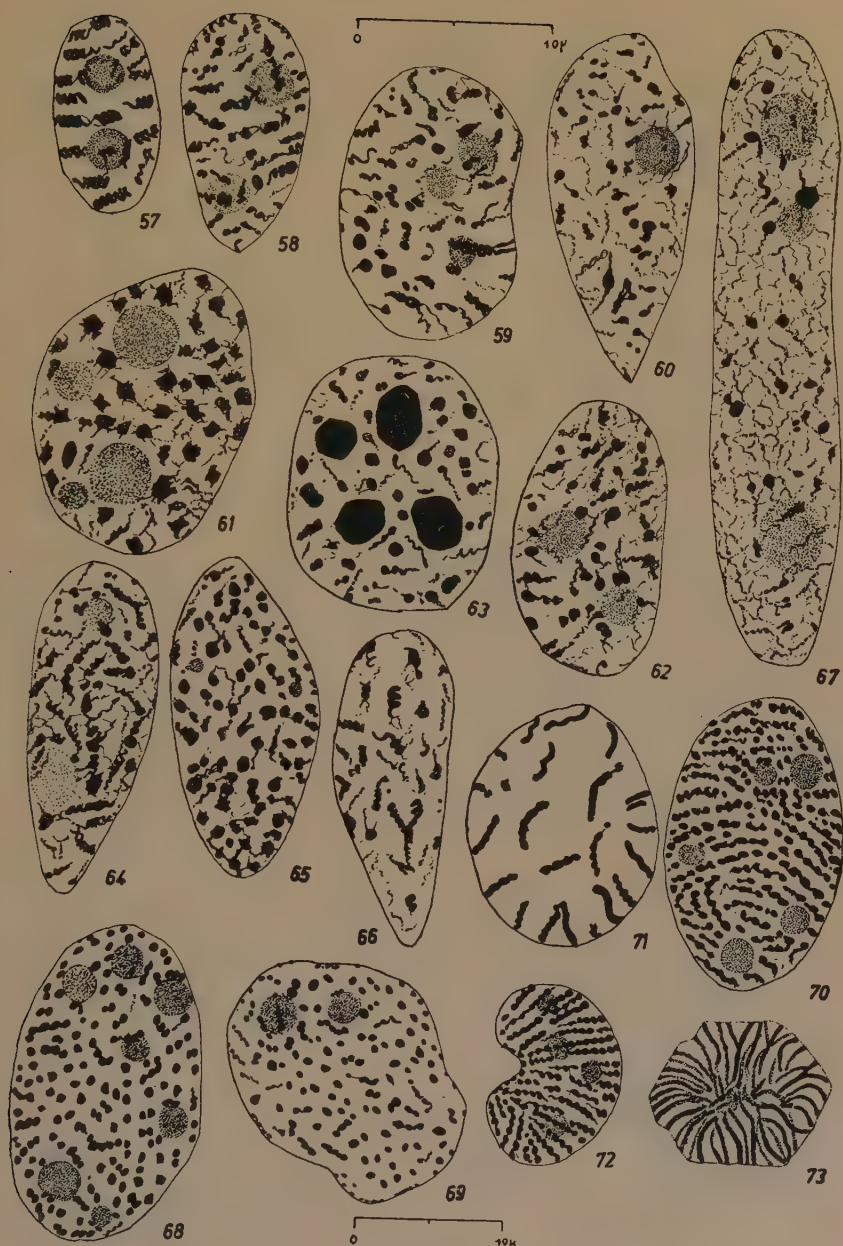


PLANCHE IV

PLANCHE V

Bryonia dioica

- FIG. 74. — Télaphase (coupe transversale ; H-F).
FIG. 75. — Noyaux frères en télaphase (coupe longitudinale ; H-F).
FIG. 76-77-78-79-80-81-82. — Noyaux interphasiques (H-F).
FIG. 83-84-85. — Débuts de prophase (H-F).
FIG. 86-88. — Prophase, stade avancé (H-F).
FIG. 87. — Même stade (N-V).
FIG. 89. — (a) et (b), deux noyaux appartenant à deux cellules voisines du parenchyme cortical (H-F).
FIG. 90-91. — Noyaux quiescents du parenchyme cortical (H-F).
FIG. 92-93. — Noyaux de la coiffe (H-F).
FIG. 94. — Noyau du parenchyme de la tige (H-F).
FIG. 95. — Noyau d'un poil sécréteur (H-F).

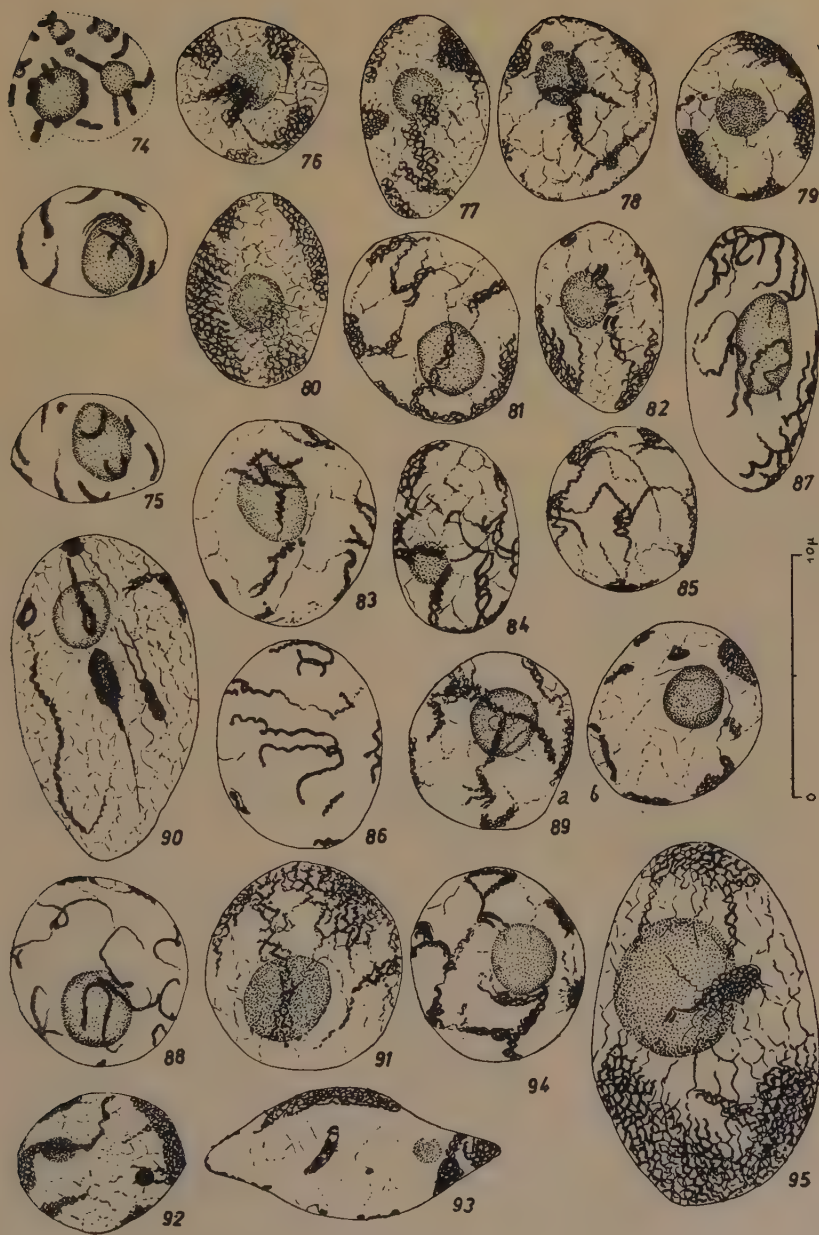


PLANCHE V

PLANCHE VI

Datura stramonium

- FIG. 96. — Télaphase ; noyaux frères coupés longitudinalement (N-V).
FIG. 97-98. — Télaphases ; noyaux coupés transversalement (N-V).
FIG. 99-100-101-102. — Interphases (N-V).
FIG. 103-104. — Interphases (H-F).
FIG. 105-106-107-108-109. — Débuts de prophase (N-V).
FIG. 110-111. — Noyaux du parenchyme de tige âgée, situés dans deux cellules voisines.

Urtica pilulifera

- FIG. 112-113. — Noyaux interphasiques du plérôme (H-F).
FIG. 114. — Noyaux du périblème (H-F).
FIG. 115. — Noyaux du parenchyme palissadique de la feuille (H-F).
FIG. 116. — Noyaux de la coiffe (H-F).

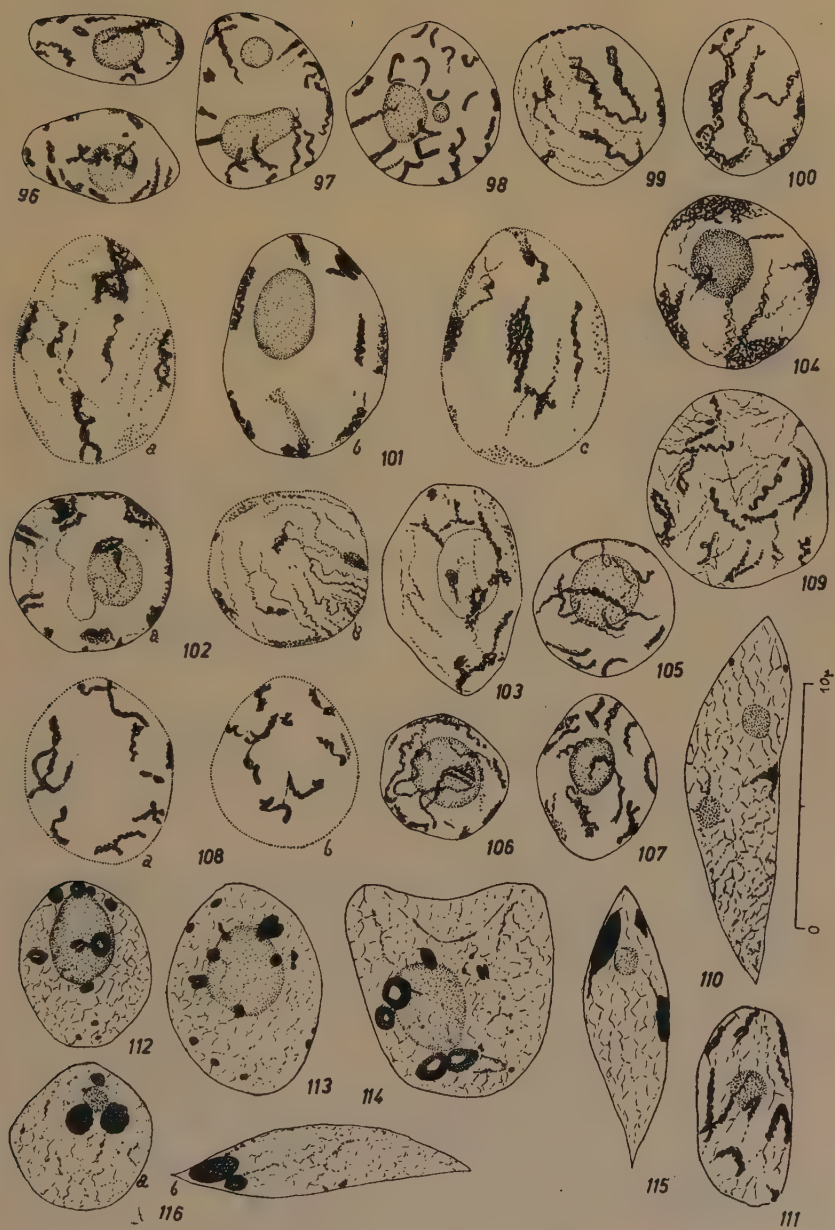


PLANCHE VI

PLANCHE VII

Urtica pilulifera

- FIG. 117. — Noyau du périlème (N-V).
FIG. 118. — Noyau du méristème de la tige (H-F).¹
FIG. 119. — Début de prophase (N-V).
FIG. 120. — Prophase avancée (N-V).
FIG. 121. — Noyau quiescent du parenchyme cortical de l'axe hypocotylé,

Elodea canadensis

- FIG. 122. — Noyaux frères en télophase (H-F).
FIG. 123. — Télophase avancée, noyau coupé transversalement (H-F).
FIG. 124-125-126-127-128-129-130. — Noyaux interphasiques, méristème du bourgeon (H-F).
FIG. 131. — Début de prophase (H-F).
FIG. 132. — Prophase plus avancée (H-F).
FIG. 133. — Noyau quiescent (N-V) ; différenciation très poussée.
FIG. 134. — Noyau quiescent (N-V) ; différenciation moins poussée que dans la figure précédente.

Veratrum album

- FIG. 135-136. — Noyaux quiescents à chromocentres granuleux (H-F).
FIG. 137-138. — Noyaux quiescents à chromocentres collectifs réticulés (H-F).
FIG. 139-140. — Deux stades de prophase (N-V).
FIG. 141. — Télophase (H-F).

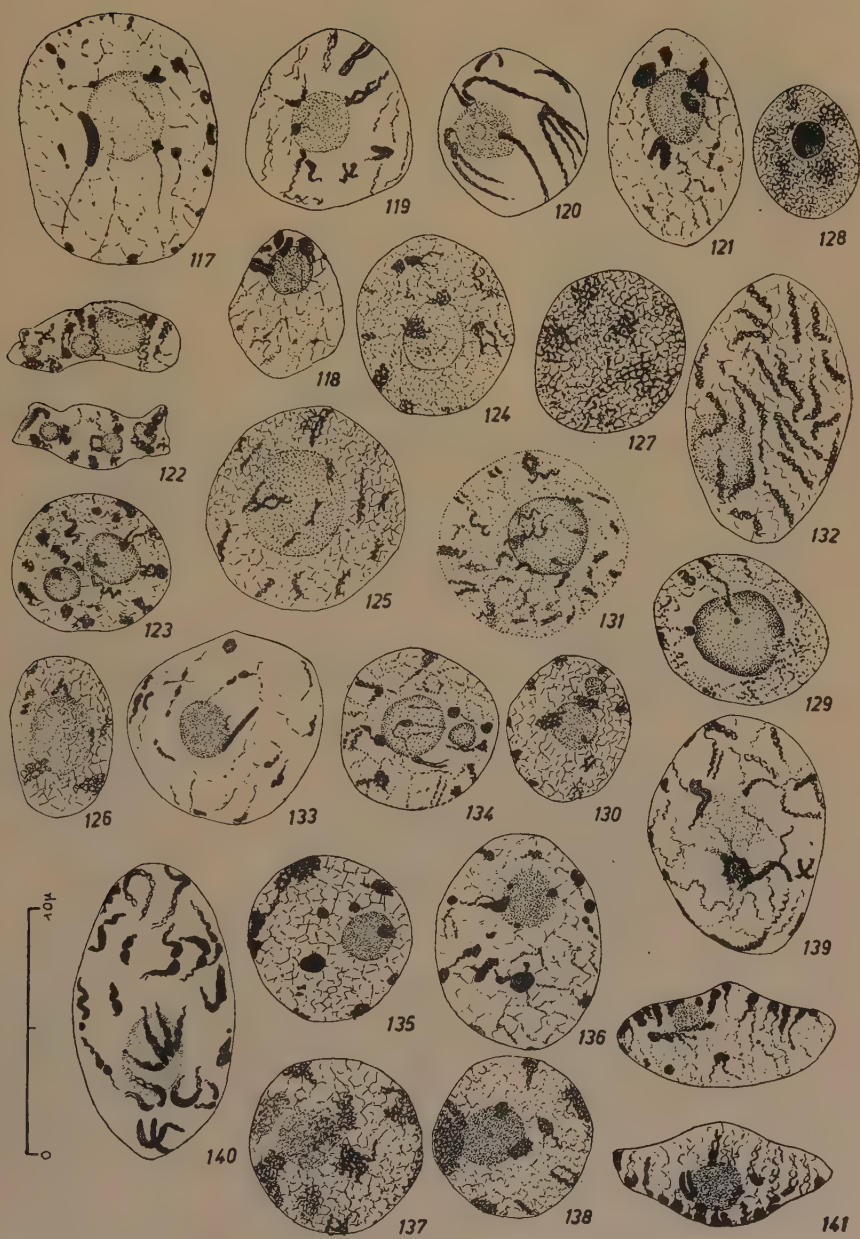


PLANCHE VII

PLANCHE VIII

Solanum tuberosum

- FIG. 142. — Une rangée de cellules dans le périlème ; de haut en bas : début de prophase, télophase (deux noyaux frères), prophase avancée (H-F).
FIG. 143. — Télophase (H-F).
FIG. 144. — Noyau interphasique où les phénomènes catachromasiques n'ont pas été complets (H-F).
FIG. 145-146-147. — Noyaux interphasiques (H-F).
FIG. 148-149. — Début de prophase.
FIG. 150. — Prophase avancée.
FIG. 151. — Interphase (N-V).
FIG. 152. — Noyau âgé du parenchyme de la racine (H-F).
FIG. 153. — Noyau d'une cellule procambiale de la racine (H-F).

Hibiscus syriacus

- FIG. 154. — Télophase (H-F).
FIG. 155. — Début d'interphase (H-F).
FIG. 156-157. — Interphases (H-F).
FIG. 158. — Interphase (N-V).
FIG. 159. — Début de prophase (H-F).

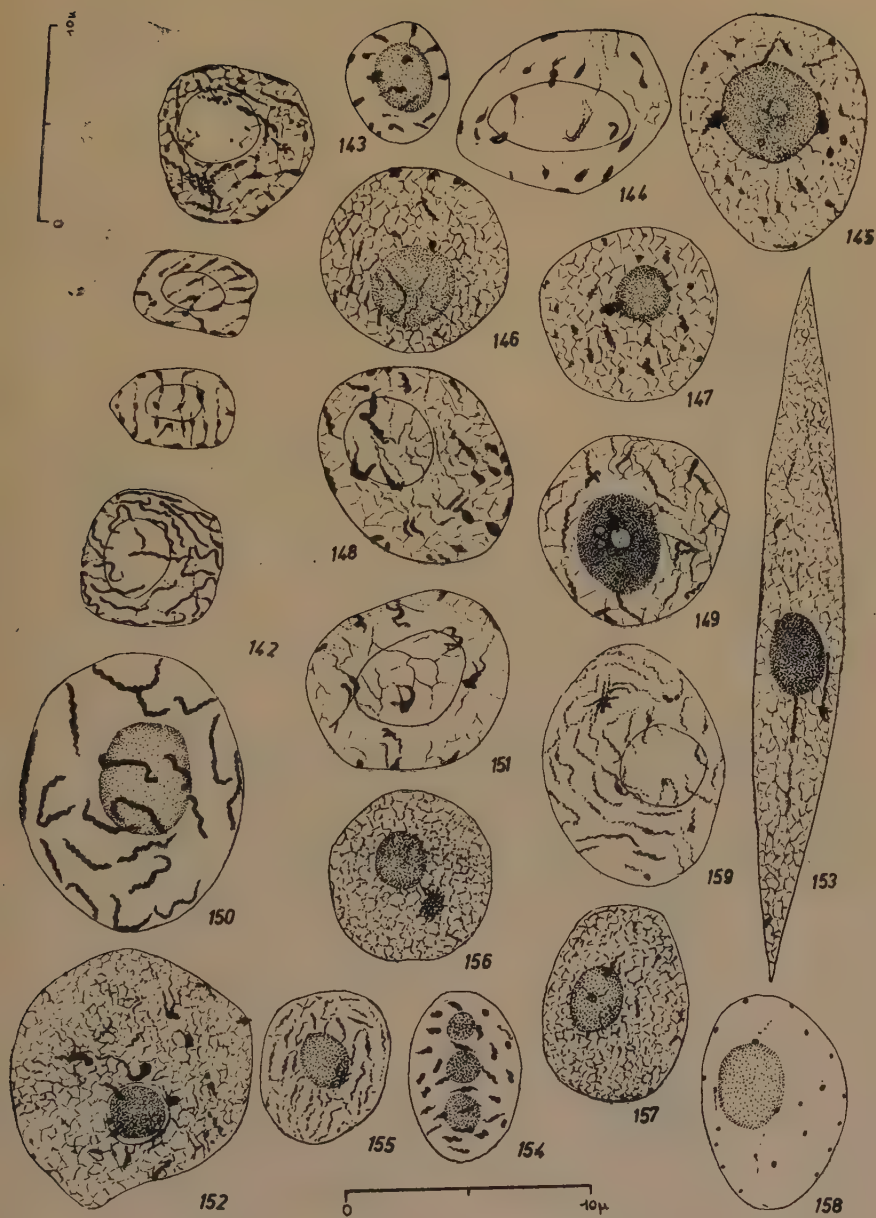


PLANCHE VIII

PLANCHE IX

Cucumis sativus

- FIG. 160-161-162. — Interphases (plérôme, H-F).
FIG. 163-164-165-166. — Interphases (périblème, H-F).
FIG. 167-168. — Interphases (plérôme, H-F).
FIG. 169-170. — Débuts de prophase (H-F).
FIG. 171. — Fin de prophase (H-F).

Ricinus communis

- FIG. 172-173-174. — Noyaux interphasiques du plérôme (H-F).
FIG. 175 (en bas de la planche). — Début de prophase (H-F).
FIG. 175 bis (au milieu de la planche). — Télophase (H-F).
FIG. 176. — Début de prophase (H-F).
FIG. 177. — Rangée de cellules de l'assise pilifère (H-F) ; quatre noyaux interphasiques ; un début de prophase.

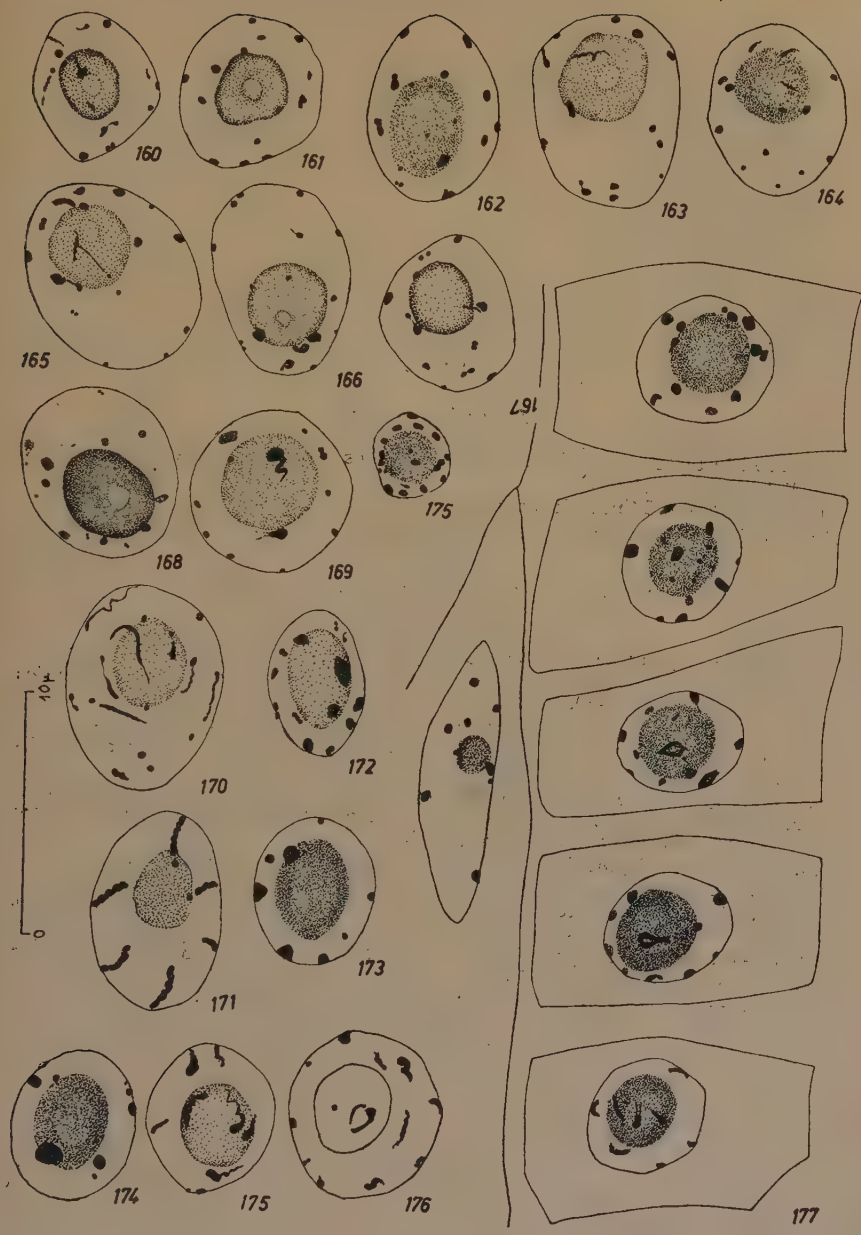


PLANCHE IX

PLANCHE X

Mercurialis annua

FIG. 178-179-180-181. — Noyaux interphasiques représentés chacun dans deux plans différents (H-F).

FIG. 182-183. — Débuts de prophase (H-F).

FIG. 184-185. — Prophases avancées (H-F).

Le type nucléaire varie-t-il avec les tissus ?

Cucumis sativus

FIG. 186. — Noyaux de la coiffe, région proche des initiales (H-F).

FIG. 187-188. — Cellules différenciées de la coiffe (multiplication du nombre des euchromocentres ; H-F).

FIG. 189. — Noyau d'une cellule de la coiffe en voie d'exfoliation (H-F).

FIG. 190. — Noyau du périlème où les euchromocentres sont en nombre didiploïde (H-F).

FIG. 191-192. — Noyau du parenchyme cortical de la racine, zone de différenciation des radicelles. Nombre variable des euchromocentres en rapport avec des tailles différentes du noyau (H-F).

FIG. 193-194. — Noyau du parenchyme cortical de la racine (H-F).

FIG. 195. — Noyau géant du parenchyme cortical de l'axe hypocotylé résultant de la fusion de trois autres noyaux dont un (celui du bas) contient plus de vingt euchromocentres ; H-F).

FIG. 196-197. — Deux noyaux du bourrelet central de la fleur ♂ à nombre différent de chromocentres (H-F).

FIG. 198. — Noyau d'un vaisseau en voie de formation (H-F).

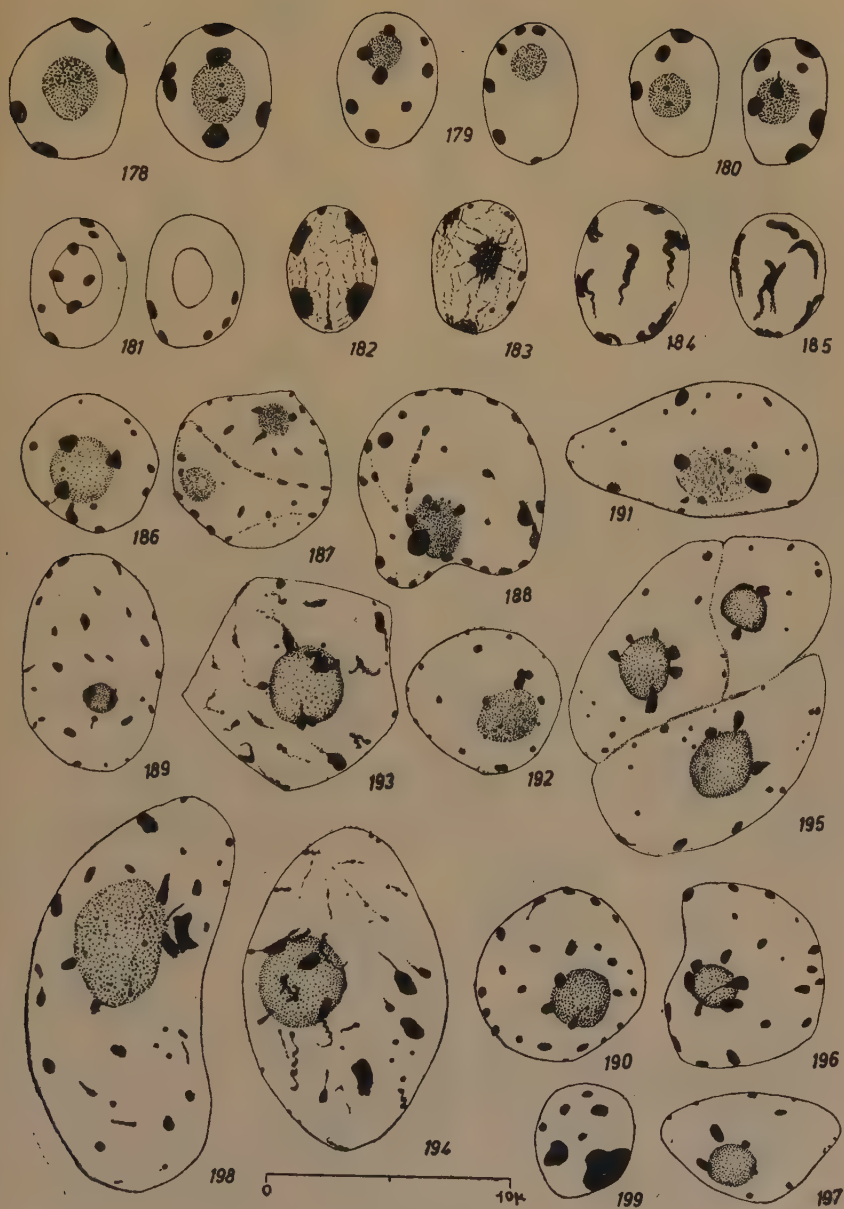


PLANCHE X

PLANCHE XI

Le type nucléaire varie-t-il avec les tissus?

- FIG. 200. — *Bryonia dioica*, noyau des poils sécréteurs de l'étamine (fleur âgée) (l'échelle placée à la gauche donne le grossissement (H-F)).
- FIG. 201. — *Bryonia dioica*, noyau du parenchyme cortical de la racine (l'échelle de droite donne le grossissement (H-F)).
- FIG. 202. — *Elodea canadensis*, noyau de l'axe du bourgeon (H-F).
- FIG. 203. — *Levisticum officinale*, noyau d'une cellule sécrétrice (H-F).
- FIG. 204. — *Anthurium scandens*, noyau du méristème racinaire (H-F).
- FIG. 205. — *Anthurium scandens*, noyau de la zone âgée du parenchyme cortical de la racine (H-F).
- FIG. 206. — *Raphidophora decursiva*, noyau du méristème de la racine (H-F).
- FIG. 207. — *Raphidophora decursiva*, noyau d'une cellule à oxalate de calcium (H-F).
- FIG. 208. — *Allium odorum*, noyau de l'anthérozoïde (H-F).
- FIG. 209. — *Allium odorum*, noyau d'oosphère (H-F).
- FIG. 210. — *Allium odorum*, noyau d'une antipode (H-F).
- FIG. 211. — *Allium odorum*, noyau du nucelle (H-F).
- FIG. 212. — *Allium odorum*, noyaux du sac en train de fusionner (H-F; l'échelle placée à gauche de la figure indique le grossissement auquel les noyaux d'*Allium odorum* ont été dessinés).

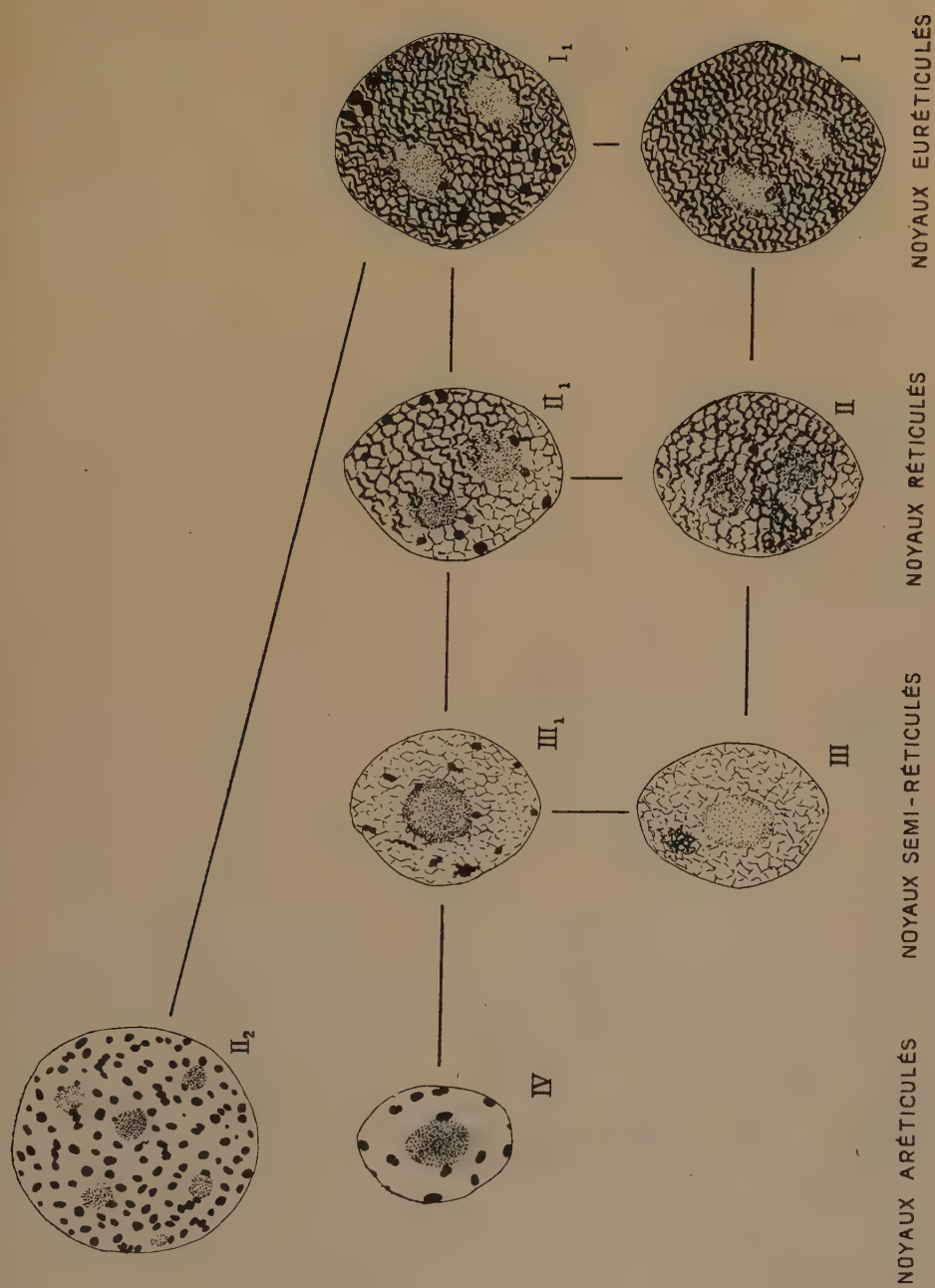


PLANCHE XI

PLANCHE XII

Tableau des différents types de structures nucléaires

- I. Noyau euréticulé sans chromocentres (*Triticum vulgare*).
- I₁. Noyau euréticulé à chromocentres (*Allium Cepa*).
- II. Noyau réticulé sans chromocentres.
- II₁. Noyau réticulé à chromocentres (*Zea Mays*).
- III. Noyau semi-réticulé sans chromocentres (*Hibiscus syriacus*).
- III₁. Noyau semi-réticulé à chromocentres (*Solanum tuberosum*).
- I₂. Noyau aréticulé à chromocentres en grand nombre (*Psilotum triquetrum*).
- IV. Noyau aréticulé à euchromocentres (*Cucumis sativus*).



CHROMOCENTRES
en nombre de

chromocentres
 $\leq 2n$

SANS CHROMOCENTRES

PLANCHE XII

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

L'APÉTALIE CHEZ LES ANGIOSPERMES

Vu et approuvé :

Paris, le 27 juin 1947.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Jean CABANNES.

Vu

et Permis d'imprimer :

*Le Recteur de l'Académie
de Paris,*

Jean SARRAILH.

Le Gérant : G. MASSON.

Dépôt légal 1949 (1^{er} trim.) — MASSON et C^{ie} Editeurs, Paris
Imprimé par l'Imprimerie Alençonnaise, Maison Poulet-Malassis, Alençon (Orne).
Dépôt légal 1949 : 1^{er} trimestre. — N^o d'ordre : 1174

